

UNIVERSITÉ DE NANCY
COLLECTION DES THÈSES DE LA FACULTÉ DES SCIENCES
SCIENCES NATURELLES

1^{re} THÈSE

**Contribution à l'étude
du Rouge Cryptogamique du Pin Sylvestre
dû au Lophodermium Pinastri (Schrad.) Chev.**

2^e THÈSE

**Propositions données par la Faculté
Présentées à la Faculté des Sciences de l'Université de Nancy
pour obtenir le grade de
DOCTEUR ES SCIENCES NATURELLES
par**

Louis LANIER

Ingénieur du Génie Rural, des Eaux et des Forêts
Chargé de Recherches au C.N.R.F. (I.N.R.A.)

Soutenues le décembre 1969
devant la Commission d'examen

JURY

MM. les Professeurs *MANGENOT, Président*
GARNIER, Examinateur
VIENNOT-BOURGIN, Invité

**Avec la participation de l'École Nationale du Génie Rural, des Eaux et des Forêts
1969**



Digitized by the Internet Archive
in 2026

https://archive.org/details/IA41551920_0020

UNIVERSITÉ DE NANCY
COLLECTION DES THÈSES DE LA FACULTÉ DES SCIENCES
SCIENCES NATURELLES

1^{re} THÈSE

**Contribution à l'étude
du Rouge Cryptogamique du Pin Sylvestre
dû au Lophodermium Pinastri (Schrad.) Chev.**

2^e THÈSE

Propositions données par la Faculté

Présentées à la Faculté des Sciences de l'Université de Nancy

pour obtenir le grade de

DOCTEUR ES SCIENCES NATURELLES

par

Louis LANIER

Ingénieur du Génie Rural, des Eaux et des Forêts
Chargé de Recherches au C.N.R.F. (I.N.R.A.)

Soutenues le décembre 1969
devant la Commission d'examen

JURY

MM. les Professeurs MANGENOT, *Président*
GARNIER, *Examineur*
VIENNOT-BOURGIN, *Invité*

**Avec la participation de l'École Nationale du Génie Rural, des Eaux et des Forêts
1969**

UNIVERSITEIT DE WAGENINGEN
AFDELING WISKUNDE
TOEGANGSRANG

1. WISSE

Contributions à l'étude
de la Géométrie Cryptographique du Poincaré
du système Poincaré (Schubert) (Chap.)

2. WISSE

Étude de la Géométrie Cryptographique du Poincaré
du système Poincaré (Schubert) (Chap.)

LOUIS J. J. VAN DER WERF



WAGeningen, 1911
WAGeningen, 1911
WAGeningen, 1911

WAGeningen, 1911
WAGeningen, 1911
WAGeningen, 1911

ANNEE SCOLAIRE 1969/70

DOYEN : M. AUBRYASSESEUR : M. GAYDoyens honoraires : MM. CORNUBERT - ROUBAULTProfesseurs honoraires : MM. RAYBAUD - LAFFITTE - LERAY - JOLY - LAPORTE - EICHBORN - CAPELLE - GODEMENT - DUBREIL - L. SCHWARTZ - DIEUDONNE - DE MALLEMAN - LONGCHAMBON - LETORT - DODE - GAUTHIER - GOUDET - OLMER - CORNUBERT - CHAPELLE - GUERIN - WAHL.Maîtres de Conférences honoraires : MM. LIENHART - PIERRET - Mlle MATHIEU.PROFESSEURS

MM. ROUBAULT	Géologie	GAYET	Physiologie
VEILLET	Biologie Animale	HADNI	Physique
BARRIOL	Chimie Théorique	°BASTICK	Chimie
BIZETTE	Physique	DUCHAUFOR	Pédologie
GUILLIEN	Electronique	GARNIER	Agronomie
LEGRAS	Mécanique Rationnelle	NEEL	Chimie Organique Industrielle
BOLFA	Minéralogie	BERNARD	Géologie Appliquée
NICLAUSE	Chimie	°CHAMPIER	Physique
FAIVRE	Physique Appliquée	°GAY	Chimie Biologique
AUBRY	Chimie Minérale	STEPHAN	Zoologie
COPPENS	Radiogéologie	°CONDE	Zoologie
DUVAL	Chimie	°WERNER	Botanique
FRUHLING	Physique	EYMARD	Calcul Différentiel et Intégral
HILLY	Géologie	LEVISALLES	Chimie Organique
LE GOFF	Génie Chimique	FELDEN	Physique
SUHNER	Physique Expérimentale	°GOSSE	Mécanique Physique
CHAPON	Chimie Biologique	°DAVOINE	Physique (ENSMIN)
HEROLD	Chimie Minérale Industrielle	HORN	Physique (1° Cycle)
SCHWARTZ B.	Exploitation Minière	°ROCCI	Géologie
MALAPRADE	Chimie	DELPUECH	Chimie Physique
MANGENOT	Botanique		
	N...	Chimie Biologique	
	N...	Mécanique Appliquée	
	N...	Analyse Supérieure	
	N...	Méthodes Mathématiques de la Physique	
	N...	Mécanique Rationnelle	

(°) Professeur titulaire à titre personnel.

PROFESSEURS SANS CHAIRE

Mme BASTICK	Chimie P.C. EPINAL	BALESDENT	Thermodynamique, Chimie
GUDEFIN	Physique		Appliquée (ENSIC)
VUILLAUME	Psychophysiologie	BLAZY	Minéralogie Appliquée (ENSG)
FRENTZ	Biologie Animale	JANOT	Physique P.C. EPINAL
MARI	Chimie (ISIN)	CACHAN	Entomologie Appliquée (ENSA)
AUROUZE	Géologie	JACQUIN	Pédologie et Chimie agricoles
DEVIOT	Physique du Solide	MAINARD	Physique M.P.
FLECHON	Physique P.C.	MARTIN	Chimie P.C.
Mlle HUET	Mathématiques C.B.G.	PAULMIER	Mécanique Expérimentale
VIGNES	Métallurgie	PROTAS	Minéralogie
JURAIN	Géologie C.B.G.		

MAITRES DE CONFERENCES

MM. JOZEFOWICZ	Physico-Chimie	BAVEREZ	Chimie (ENSIC)
RIVAIL	Chimie Appliquée (CUCES)	CHAMBON	Exploitation Minière (Mines)
VILLERMAUX	Génie Chimique	HUSSON	Physique (ENSEM)
METCHE	Biochimie Appliquée (Brasserie)	WEISSLINGER	Physique
PAIR	Mathématiques Appliquées	GERL	Physique (ENSEM)
BAUMANN	Physique 1 ^o Cycle	ROQUES	Chimie Minérale
DURAND	Physique	FERRIER	Mathématiques
GRANGE	Physique (ISIN)	GILORMINI	Mécanique (ISIN)
DEPAIX	Probabilités et Statistiques		

N...	Mécanique des Fluides (ISIN)
N...	Mathématiques
N...	Mathématiques P.C.
N...	Mathématiques C.B.G.
N...	Physiologie Animale
N...	Mathématiques M.P.
N...	Chimie Organique
N...	Chimie (ENSIC)
N...	Mathématiques

CHARGES D'ENSEIGNEMENTS

MM. AMARIGLIO - COEURE - DAVRAINVILLE - GIRARDEAU - HILY - MAURIN - NOVERRAZ - OVAERT - RUYER - WEBER.

S O M M A I R E

	Pages
Introduction	1
Chapitre I - Préambule	5
11 - Rappel bibliographique	5
12 - Méthode et processus	8
Chapitre II - Etude du milieu	11
21 - Données physiques, historiques et géographiques	11
22 - Pédologie	12
23 - Végétation	17
24 - Climat	19
25 - Sylviculture à Haguenau - Place du Pin sylvestre	27
Chapitre III - Etude morphologique de l'hôte et du parasite	30
31 - Hôte - Organisation et phénologie sommaire	30
32 - Le <u>Lophodermium pinastri</u> (Schrad.) Chev.	37
321 - Position systématique	37
322 - Description de l'apothécie mûre	40
323 - Ontogénie de la fructification	43
324 - Discussion - Conclusion	46
Chapitre IV - Rôle et importance du <u>Lophodermium pinastri</u>	48
41 - Introduction - Causes du développement	48
42 - Répartition géographique	50
43 - Liste des hôtes	51
44 - Partie expérimentale (Haguenau)	56
441 - Chute des aiguilles	59
442 - Défoliation artificielle	63
Chapitre V - Biologie du <u>Lophodermium pinastri</u>	72
51 - L'infection	72
52 - Répartition des hystérothécies sur l'aiguille	78
53 - Etude des spores	81

Chapitre V - suite.

Mme	54 - Epidémiologie	86
	541 - Introduction	86
	542 - Libération des ascospores du <u>Lophodermium pinastri</u>	88
	543 - Dispersion des spores et théorie du vol	91
	544 - Capture des spores	101
	545 - Conclusion générale	110
Mlle	Chapitre VI - Ecologie	111
	60 - Introduction	111
	61 - Etude des conditions de croissance mycélienne Première partie	112
MM.	62 - Etude des conditions de croissance mycélienne Deuxième partie	123
	621 - Revue de la littérature	123
	622 - Recherches personnelles	126
	623 - Conclusions	141
	Chapitre VII - Moyens de lutte	143
	71 - La lutte sylvicole	145
	711 - Résultats des travaux antérieurs	145
	712 - Expérimentations à Haguenau	146
	713 - Résultats	147
	714 - Discussion - Conclusion partielle	148
	72 - La lutte par amélioration de la nutrition	149
	721 - Résumé des travaux antérieurs	149
	722 - Expérimentations à Haguenau	151
	73 - Lutte par amélioration du matériel génétique	157
	731 - Résumé des travaux antérieurs	158
	732 - Expérience comparative de provenances de Haguenau	159
	74 - Lutte par voie chimique	167
	741 - Analyse des principaux résultats antérieurs	168
MM.	742 - Recherches personnelles	169
	Conclusions générales	175

LEGENDE DES PLANCHES ET FIGURES ---

	Page
Localisation des dispositifs expérimentaux	10 d
Fig. II Répartition des pluies pour différentes stations d'Alsace	20 d
Planche II Forêt de Haguenau : place du Pin sylvestre	28 d
Planche III.1 } Hystérothécie typique du <u>Lophodermium pinastri</u>	40 d
Fig. III }	
Planche III.2 Développement de l'apothécie	44 d
Fig. IV.1 Répartition mondiale du <u>Lophodermium pinastri</u>	50 d
Fig. IV.2 Position des tamis - Récolte d'aiguilles	60 g
Fig. IV.3 Récolte 1965 - Aiguilles vertes et à hystérothécies	60 g
Fig. IV.4 " 1966 - " " "	60 d
Fig. IV.5 " 1967 - " " "	60 d
Fig. IV.6 Récolte 1965 - Aiguilles rouges	62 g
Fig. IV.7 " 1966 - " "	62 g
Fig. IV.8 " 1967 - " "	62 d
Fig. V.1 Dispositifs utilisés pour les germinations d'ascospores	82 d
Fig. V.2 Dispositif utilisé pour l'étude de l'influence de l'état hygrométrique	82 d
Fig. V.3 Types de germinations	82 d
Fig. V.4 Effet de la température sur les germinations	82 d
Planche V.1 Morphologie	84 d
Planche V.2 Dissémination des spores	90 d
Fig. V.5 Récolte d'ascospores Août 1967	104 g
Fig. V.6 " " Septembre 1967	104 g
Planche V.3 Récoltes au piège à spores de HIRST	104 d
Fig. V.7 Récolte d'ascospores Octobre 1967	106 g
Fig. V.8 " " Novembre 1967	106 g
Fig. V.9 Concentration d'ascospores du 18 au 25 septembre 1967	106 d
Fig. V.10 Récoltes d'ascospores Août 1968	106 d

Mme	Fig. V.11	Concentration d'ascospores du 12 au 23 août 1969	108 d
	Fig. V.12	Variation du nombre de spores aux différentes heures de la journée	108 d
Mlle	Fig. VI.1	Effet du vieillissement	118 g
	Fig. VI.2	Effet de la température	118 g
	Fig. VI.3	Effet de l'humidité	118 g
	Fig. VI.4	Croissance de différentes souches	118 g
	Fig. VI.5	Croissance linéaire	118 d
	Fig. VI.6	Effet du milieu de culture	118 d
	Fig. VI.7	Effet souche-milieu	118 d
	Fig. VI.8	Influence des extraits du Pin Weymouth et du Pin sylvestre	118 d
MM.	Fig. VI.9	Croissance sur différentes fractions	120 d
	Planche VI	Confrontations	128 d
	Fig. VII.1	Expérience sylvicole et chimique	146 d
	Fig. VII.2	Essai de fertilisation - Parcelle 112 A	150 d
	Fig. VII.3	Expérience de fertilisation - Parcelle 222	152 d
	Fig. VII.4	Plantation comparative de provenances	160 d
	Fig. VII.5	Effet du Cuprosan sur la croissance du <u>L. pinastri</u>	172 g
	Fig. VII.6	Effet du Dithane " " "	172 g
	Fig. VII.7	Effet du Delan " " "	172 g
	Fig. VII.8	Variation de l'influence des trois anticryptogamiques	172 g
	Planche VII	Essais d'anticryptogamiques	172 d

MM.

E R R A T A

Page 2 25e ligne au lieu de "pathogénicité", lire pathogénie.
Page 15 7e ligne avant le bas au lieu de "brun-noit", lire brun-noir.
Page 17 24e ligne au lieu de "de plan d'eau", lire le plan d'eau.
Page 82 8e ligne avant le bas au lieu de "figure V.3", lire figure V.4.
Page 84 11e ligne au lieu de "figure V.4", lire figure V.3.
Page 157 15e ligne au lieu de "nutritif", lire nutritionnel.

- Les épaisseurs des différents horizons pédologiques
(voir en particulier pages 14, 15 et 16) sont exprimées en centimètres.

- Les températures sont partout exprimées en degrés Celsius.

Mr

M1

MM

MM.

INTRODUCTION

La phytopathologie scientifique a une centaine d'années. Bien entendu le fait que des plantes se trouvent gênées dans leur développement a été observé très antérieurement et ORLOB (1964) rappelle dans son analyse d'histoire que PLINÉ et même THÉOPHRASTE rapportaient dès l'Antiquité le résultat d'observations phytopathologiques. Même si l'on doit attribuer à TILLET, vers le milieu du XVIII^e siècle, la première démonstration scientifique du caractère infectieux d'une maladie, il faut attendre les découvertes de PASTEUR et de KOCH pour comprendre avec précision les relations de cause à effet entre les agents des maladies parasitaires et leurs hôtes.

La pathologie forestière a presque le même âge, puisque les travaux, remarquables pour l'époque, de HARTIG sont résumés dans un ouvrage célèbre (HARTIG 1882), encore consulté de nos jours. Parmi les maladies connues à cette date, une place importante est faite à un parasite, désigné sous le nom de "Ponge du Pin", et décrit pour la première fois par MÖRPER en 1852. Dans la traduction de l'ouvrage de HARTIG faite par GERSCHEL et HENRY en 1891, un bas de page très instructif rappelle les travaux de

BARTET et VUILLEMIN, cités également par von TUBEUF (von TUBEUF 1901) dans sa publication monumentale. C'est en effet près de NANCY, plus précisément à la pépinière forestière de Bellefontaine, que les premiers traitements chimiques efficaces, à la bouillie bordelaise, ont été effectués, après une mise au point, par analogie avec les traitements contre le mildiou de la vigne.

La présente contribution est à la fois un retour aux sources et la poursuite des travaux de nos illustres prédécesseurs.

Car cette maladie, connue et étudiée depuis si longtemps, peut encore faire l'objet d'attention et d'études, même si le petit nombre des pathologistes forestiers doit les inciter à concentrer leurs efforts sur les sujets d'intérêt primordial. Le caractère de notre contribution personnelle, limitée à certains points nous ayant paru fondamentaux, les rares certitudes apportées, les hypothèses nouvelles à vérifier, montrent en fait que plusieurs chercheurs pourraient, avec des techniques nouvelles, apporter des réponses aux questions que nous avons posées sans y répondre.

Une bonne part de ces huit dernières années a été consacrée à tenter de voir clair dans les données concernant la biologie de l'agent du "Rouge cryptogamique des pins", le Lophodermium pinastri (Schrad.) Chev.

Une abondante littérature, corollaire de l'importance du sujet, est, contrairement à ce que nous pouvions penser au départ, plutôt une gêne qu'une aide. Certaines contributions sont importantes et apportent des renseignements précieux sur la biologie du Lophodermium. Mais elles semblent souvent contradictoires sur les points les plus importants : phases biologiques, pathogénicité. Relever d'éventuelles erreurs est d'autant plus difficile que les conditions des observations ou des expériences ne sont pas toujours clairement définies et que certaines affirmations, bien que non fondées sur l'expérience, sont probablement exactes.

Sur un terrain aussi mouvant, la seule méthode consiste à n'avancer que pas-à-pas, avec précaution, en expérimentant sur les points douteux et en ne tirant des conclusions affirmées qu'à coup sûr, après avoir défini exactement les conditions expérimentales.

Cette lenteur, contrastant avec le génie presque intuitif de

von TUBEUF par exemple, peut seule permettre de recommencer des essais qui, s'ils fournissent un résultat quelque peu différent, permettront néanmoins de conclure en reliant le déterminisme des faits à une légère différence dans les conditions, de façon à faire progresser nos connaissances.

L'ensemble de nos recherches a été effectué dans le cadre du Centre national de Recherches forestières de NANCY. Elles ont été dirigées par Monsieur le Professeur F. MANGENOT, dont la grande bienveillance et les judicieux conseils nous ont guidés dans une ambiance de liberté propice à la réflexion personnelle. Grâce aux nombreux échanges de vues que nous avons eus avec lui, tant sur le terrain qu'au laboratoire, il a pu nous faire profiter de sa vaste expérience de la Mycologie et de la Microbiologie. Nous avons souvent regretté qu'un relatif éloignement de nos lieux d'activité ne permette pas des contacts encore plus fréquents. Mais la confiance dont il nous a constamment honoré dans l'élaboration de notre travail rend plus sincère encore le témoignage de notre très vive et très profonde gratitude.

Nos sentiments de vive reconnaissance vont également à notre initiateur en Phytopathologie, Monsieur le Professeur VIENNOT-BOURGIN, Professeur à l'Institut national agronomique et Directeur du Laboratoire de Chaire de l'I.N.R.A. Il a su non seulement nous ouvrir son laboratoire et sa remarquable bibliothèque, nous inculquant ainsi son goût passionné de la recherche, mais il a présidé à la constitution de notre unité de Pathologie forestière lors de son rattachement à l'I.N.R.A. et a suivi depuis son évolution et la nôtre avec une amicale bienveillance. Celle-ci se concrétise encore par la participation à notre Jury et au choix de notre deuxième sujet de thèse.

Nous sommes également très honorés que Monsieur le Professeur GARNIER ait bien voulu accepter, en souvenir d'un recyclage en Physiologie végétale, de faire partie de notre Jury et de contribuer au choix du deuxième sujet de thèse. Qu'il veuille bien trouver ici l'expression de nos remerciements.

Nous n'aurions garde d'oublier les collaborations extérieures qui nous furent si précieuses. Monsieur le Professeur HEIM, Membre de l'Institut, a bien voulu présenter une note préliminaire à l'Académie des Scien-

M ces et notre collègue et ami Patrick JOLY a su distraire de son temps pour effectuer les micromanipulations d'ascospores qui nous étaient interdites et a bien voulu comparer sa méthode linéaire de croissance mycélienne avec la nôtre.

M Nous remercions encore Monsieur A. BELLEMERE pour son aide dans l'étude ontogénique, nos collègues du C.N.R.F., J.F. LACAZE pour sa participation à la mise en place de l'étude comparative des provenances, M. BONNEAU pour sa coopération dans le domaine de l'influence des engrais sur le "Rouge", toute l'équipe de Biométrie et en particulier Messieurs MILLIER et TOMASSONNE pour l'aide précieuse qu'ils nous ont apportée dans la mise au point et l'interprétation statistique de nos résultats expérimentaux.

MT Nous tenons à exprimer toute notre reconnaissance à l'Officier forestier responsable du Centre de Gestion de HAGUENAU, Monsieur l'Ingénieur en Chef P. LEROY. Sans son aide, sans la mise à notre disposition de parcelles expérimentales, sans le sacrifice de certains arbres et surtout sans la collaboration sur place de Monsieur l'Ingénieur des Travaux BROISSAND, de Monsieur l'Agent Technique CRIES, de Monsieur l'Agent Technique Principal SCHAEFFER, de Messieurs les Chefs de Districts SIAT, SCHEPPLER, le travail expérimental en forêt n'aurait pu être conduit. Que chacun soit persuadé que c'est à la fois grâce à eux et pour les remercier de leur collaboration que ce travail existe.

Qu'il nous soit permis enfin de faire une place particulière à nos collaborateurs directs qui ont contribué à l'élaboration des expériences au laboratoire et sur le terrain, Monsieur M. MORELET, ainsi que Madame M. MORELET puis Mademoiselle G. SYLVESTRE, et à la dactylographie du manuscrit pour Mademoiselle M.C. LANGLOIS, aujourd'hui Madame CAUDRON.

MT

Chapitre I - PREAMBULE

11 - Rappel bibliographique

Etant donné le rôle économique considérable du Lophodermium pinastri qui cause sur les jeunes plantations de Pin sylvestre en EUROPE MOYENNE des dégâts que l'on peut chiffrer par la mort certaines années de 80 % des plants, de très nombreuses études scientifiques et techniques lui ont été consacrées.

Les plus abondantes sont d'origine germanique, ce qui est logique, compte tenu du caractère intensif et artificiel de la sylviculture du Pin sylvestre en Allemagne et dans les régions voisines ; les travaux portent sur la biologie de l'agent seul ou en liaison avec celle de son hôte : BERGER (1907) ; HAACK (1911) ; JAHNEL, JUNGHANS (1958) ; LANGNER (1933) ; LIESE (1923) ; OLBERG (1955) ; RACK (1955, 1959 a, 1959 b, 1961, 1963 a, 1965 a) ; REINDL (1967) ; SCHÜTT (1964 c) ; STOLL (1963) ; von TUBEUF (1901, 1913) ; ZYCHA, COSTONIS (1966). L'observation ancienne d'une différence de sensibilité au Rouge cryptogamique entre les provenances ou les races du Pin sylvestre a conduit également à de très nombreuses publications en langue allemande : BOLLAND (1957) ; BOLSINGER (1958) ; DENGLER

(1955) ; HATTEMER (1964, 1965, 1966) ; LAMMER (1965) ; MAYR (1911) ; NEGER (1913) ; SCHMIDT, STERN (1955) ; SCHOTT (1904, 1907), surtout SCHÜTT (1957 a, 1957 b, 1958, 1962, 1963, 1964 a, 1964 b, 1964 d, 1965, 1966 a, 1966 b) ; THÜMLER (1967) ; TROEGER (1960).

Les moyens de lutte préventive chimique ou par l'effet d'une meilleure alimentation des pics sont également très étudiés : Anonyme (1953) ; EGGERT (1959) ; GOOSEN (1955, 1961) ; HENNINGS (1956) ; HUBER, KELLER (1957) ; JUNG (1960) ; KELLER (1960) ; KUTHE (1959) ; LIESE, EGGERS (1944) ; MAYER-KRAPOLL (1957) ; MENZEL (1959) ; OTTO (1967) ; RACK (1958, 1963 b, 1965 b) ; SCHICKE (1959) ; SCHÖNHAR (1956, 1959, 1962) ; STOLL (1959) ; WAMGANSS (1959) ; ZÖTTL, JUNG (1964).

Les pathologistes d'EUROPE CENTRALE ou ORIENTALE et les Scandinaves se sont préoccupés de problèmes analogues : Anonyme (1954 a) ; Anonyme (1954 b) ; BRENNEJZEN (1959) ; CHWALINSKI (1964, 1967 a, 1967 b) ; DONAUBAUER (1958, 1967) ; FISCHER (1957, 1959) ; GRABOWSKI (1964) ; HAGEM (1928) ; HANSO (1964) ; HELMS (1925) ; JANCARIK (1959, 1965) ; KALELA (1937) ; KOZLOWSKA (1968) ; LEIBUNDGUT, SOYKAN (1959) ; LEONTOVYC (1960) ; LUKOMSKI (1961) ; MAKOVCOVA (1959) ; MARINKOVIC (1967) ; PAGONY (1963) ; RASPOROV (1965) ; SAATCIOCLU (1967) ; SIWECKI (1967) ; VEDERNIKOV (1964).

Les contributions anglo-saxonnes sont plus spécialement consacrées à des études biologiques : BANFIELD (1962, 1963) ; BOYCE J.S. Jr (1951) ; COSTONIS, SINCLAIR (1967) ; JONES (1935) ; RUBY (1968) ; RUTTER (1957) ; THYR, SHAW (1966) ; WALKLEY, HARVEY (1967) ; WRIGHT, PAULEY (1966) ; les travaux britanniques ou américains et les relations personnelles dans le domaine de l'épidémiologie nous ont été très précieux : GREGORY (1952, 1957, 1959, 1961) ; de GROOT (1968) ; HIRST (1952, 1953) ; INGOLD (1960) ; Mc CUBBIN (1944) ; PADY, KRAMER (1962) ; PAWSEY (1964, 1967) ; YARDWOOD, HAZEN (1942). Une part importante des travaux anglo-saxons concerne enfin les études de systématique, morphologiques et ontogéniques : DARKER (1932, 1967) ; GORDON (1965, 1966, 1968) ; GORDON, CATHERUM (1967) ; JONES (1935) ; TEHON (1935) ; ainsi que des méthodes d'investigation sur la composition de la mycoflore des litières et la décomposition de celles-ci : HAYES (1965, 1967) ; KENDRICK, BURGESS (1962) ; WITKAMP (1966 a, 1966 b).

Les travaux français ont abordé la systématique et la biologie du genre Lophodermium : CHADEFAUD (1960) ; KILIAN, LIKHTE (1924) ; LIKHTE (1926) ; les études de mycoflore ou de décomposition de matière organique : GUITTET (1967) ; JACQUIN, MANGENOT (1966) ; l'influence des provenances : HUFFEL (1912) ; ou les moyens de lutte : DUFRENOY (1926) ; LEROY (1957).

La contribution suisse portant sur la systématique : TERRIER (1942, 1953, 1956) ; sur les moyens de lutte : FISCHER (1957, 1959) ; sur les études de biomasse : BURGER (1941, 1948) ; ou sur les phénomènes plus généraux de résistance : FARKAS, KIRALY (1962) ; GÄUMANN (1951) ; KERN (1956), nous a également appris beaucoup.

Les ouvrages classiques de Mycologie ou de Phytopathologie réservent en général un paragraphe important au L. pinastri : CHADEFAUD (1968) ; GÄUMANN (1951) ; MOREAU (1958) ; PEACE (1962) ; VIENNOT-BOURGIN (1948).

L'analyse de ces nombreuses références permet de mieux comprendre la biologie, le rôle, la répartition, la position systématique du L. pinastri. Pour les documents fondamentaux, elle sera reprise plus en détail au début de chaque chapitre de notre contribution, dans la mesure surtout où les idées exprimées ou les faits cités ont été à l'origine de nos propres développements.

D'une synthèse des idées des différents chercheurs sont extraits les principaux points suivants :

Le L. pinastri est un parasite des pins à deux feuilles (Pinus silvestris L., Pinus laricina D., Pinus pinaster Soland.), capable de vivre sur d'autres espèces du genre Pinus, mais dont le caractère de pathogène est si variable selon l'âge de l'hôte, son espèce, voire sa provenance, les lieux (altitude, latitude, climat) où son action s'exerce, qu'on a pu mettre en doute sa nature parasite (BOYCE Jr 1951, CHIBA 1967).

Pourtant, lorsqu'une conjonction de facteurs favorables (à déterminer exactement) se produit, le parasitisme n'est pas douteux et des cas d'évidence en font un ennemi redoutable des jeunes plantations de pins.

Son action mortelle ne s'exerce pas au-delà de 5 à 6 ans et il serait intéressant de montrer pourquoi.

M Sa biologie annuelle se décompose en deux phases principales : une phase saprophyte où il agit ses hystérothécies sur les aiguilles tombées au sol et une phase parasite sur aiguilles vivantes.

M Mais tout se complique dès que l'on veut entrer dans le détail : dans quelle mesure la consommation de la substance morte des aiguilles de pins n'est-elle pas favorable à la forêt en intervenant dans le circuit de décomposition de la matière organique et dans celui de la constitution de l'humus ?

Quelles sont les raisons - qu'il serait déterminant de découvrir - de ces variations irritantes dans le caractère de pathogène, d'une année sur l'autre, parfois dans le même lieu ?

M Quelles sont les dates précises de l'infection ? Comment sont-elles liées à l'évolution du parasite et en quoi cette évolution dépend-elle des conditions externes ?

Comment et jusqu'où se fait la dissémination ?

Enfin comment peut-on, dans un cas particulier où les points précédents sont assez bien connus, lutter économiquement avec les meilleures chances de succès ?

A cette série de questions, auxquelles la littérature n'avait pas apporté de réponse satisfaisante dans l'Est de la FRANCE, nous allons tenter de répondre.

12 - Méthode et processus

M L'un des problèmes les plus graves auxquels sont confrontés les pathologistes, qu'ils s'occupent de pathologie animale ou de pathologie végétale, est la définition de la santé. Sans aller jusqu'à considérer celle-ci comme "un état d'équilibre précaire constamment remis en question", il reste indispensable de tableer sur un état relatif de base, permettant d'assurer, dans le cas d'arbres forestiers par exemple, des fonctions de croissance et de reproduction normales. Mais dans quelle mesure les aléas naturels du climat, du milieu - celui-ci intégrant toutes les catastrophes, remontées du plan d'eau, malchance au moment de la plantation, voire le pas d'un chevreuil ou la dent d'un lièvre, sans compter les impératifs sylvico-

les obligeant à planter serré et conduisant à une rapide concurrence, dans quelle mesure donc tous ces aléas peuvent-ils être considérés comme normaux ?

Or leur liaison étroite avec les parasites dits de faiblesse ou mieux d'opportunité, tels le Clitocybe mellea (Fr. ex Fl. Dan.) Rick. ou le Lophodermium pinastri, rend indispensable une étude préalable aussi complète que possible sur le milieu et l'hôte, afin de situer l'action du parasite à l'échelle et dans le contexte réels.

Ces études préalables, ainsi qu'une définition nécessairement expérimentale du rôle du L. pinastri, font l'objet des chapitres second, troisième et quatrième.

Compte tenu des données acquises, il sera dès lors plus aisé de pénétrer plus avant dans les détails fondamentaux concernant la vie du parasite en liaison avec la phénologie de son hôte.

Cette étude comporte, après un aperçu sur le rattachement à la systématique, des aspects morphologiques nouveaux ou peu connus dans l'ordre ontogénique. Une étude chronologique des phases les plus importantes de la vie du Lophodermium lui permettant de sauvegarder, voire d'étendre son domaine, aboutira à approfondir nos connaissances sur les aspects fondamentaux de la dissémination de ses spores.

L'ensemble de ces études biologiques constitue le chapitre cinquième.

Nous tenterons ensuite de replacer notre sujet d'étude dans son contexte écologique. A cet effet, placé devant la nécessité théorique de contrôler chacun des facteurs du milieu pour en estimer les effets, nous devrons nous limiter pour l'essentiel à des études in vitro. Nous n'oublions pas qu'une transposition directe des résultats obtenus aux conditions de la nature serait abusive et probablement erronée. Nous essaierons d'établir par voie artificielle des ponts entre le laboratoire et la forêt et nous ne tiendrons pour certaines que les conclusions du laboratoire qui corroborent certaines observations faites parallèlement en forêt.

Ce chapitre d'écologie sera le sixième.

Nous relaterons enfin dans un septième et dernier chapitre les applications pratiques et les procédés de lutte que nous avons dégagés

des observations faites sur la biologie de l'hôte et de son parasite.

M

Certains des dispositifs expérimentaux ont déjà répondu aux questions que nous posions par leur truchement. Mais la longueur de l'expérimentation en forêt fait que certains dispositifs n'ont fourni jusqu'à présent que des résultats fragmentaires ou même trop récents pour en permettre l'analyse.

M

Leur existence sera néanmoins mentionnée ainsi que les buts poursuivis, car si nous devons énormément à tous nos prédécesseurs dans l'étude du Rouge cryptogamique du Pin sylvestre qui ont guidé nos pas tout au long de ce travail, nous ne saurions l'achever sur l'exploitation exhaustive de toutes nos observations et de toutes nos places d'expériences.

M

Bien au contraire, nous souhaitons que cette contribution alimente de nouvelles expériences, suscite de nouvelles controverses et se poursuive par de nouveaux résultats. Nos connaissances en définitive seront seules bénéficiaires.

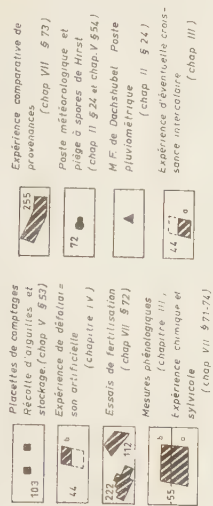
M

Nota : Les noms botaniques des espèces citées se réfèrent à la Flore de H. COSTE pour les plantes supérieures.

CANTONNEMENT DE HAGUENAU-EST

D'APRÈS LE PLAN D'AMÉNAGEMENT (1952)

LOCALISATION DES DISPOSITIFS EXPÉRIMENTAUX



N

N

M

M

Chapitre II - ETUDE DU MILIEU

Il est hors de notre propos d'entreprendre une étude écologique de l'ensemble du massif de HAGUENAU, dans lequel nous avons conduit l'essentiel de nos recherches sur le L. pinastri. Nous nous contenterons de tirer de deux études consacrées à cette forêt, l'une écopédologique (JUNG 1962), l'autre plus forestière (NOËL 1934), les données physiques, pédologiques et botaniques essentielles. Nous détaillerons quelque peu les résultats des observations climatiques que nous avons conduites, étant donné leur incidence directe sur le développement du Rouge cryptogamique. Nous fournirons enfin un aperçu du traitement sylvicole du Pin sylvestre à HAGUENAU, dans la mesure où les phases de sa vie interfèrent avec celles du Lophodermium.

21 - Données physiques, historiques et géographiques

La forêt de HAGUENAU forme un ensemble d'environ 19 000 hectares, étiré entre le Rhin et les Basses-Vosges du Nord, constituant une des surfaces boisées de plaine les plus vastes de FRANCE.

Juridiquement, la forêt est indivise entre l'Etat et la ville de HAGUENAU, le traité de Westphalie en 1648 n'ayant pas réglé, au moment

du rattachement de l'ALSACE à la FRANCE, les conflits de propriété entre certaines villes et le pouvoir central. Louis XIV en 1696 décida la copropriété.

Du point de vue géologique, le sol de la forêt tranche nettement sur la constitution loessique de la plaine d'ALSACE. La forêt est implantée sur un diluvium quaternaire avec par endroits des affleurements pliocènes, le tout descendu des VOSGES avec les cônes alluviaux de la MODER, de l'EBERBACH et de la SAUER. Le sol est donc sableux, de sable rarement pur, le plus souvent mélangé de graviers avec un sous-sol argileux, la structure de l'ensemble très variable selon la chronologie des dépôts. Cette hétérogénéité est telle que les sols varient à l'intérieur d'une même parcelle, ce qui pose de graves problèmes pour l'expérimentation.

En profondeur, l'homogénéité est meilleure avec un sous-sol pliocène, reposant sur des marnes oligocènes, l'ensemble parfaitement imperméable. A noter l'exploitation de ces argiles fines pour la fabrication des poteries de SOUFFLENHEIM. Ce niveau marneux imperméable plus ou moins profond, allié à la topographie générale en cuvette à fond plat, faiblement inclinée de l'ouest vers l'est, a pour conséquence la présence d'une nappe aquifère, parfois très proche de la surface. Une exploitation, en supprimant les "mèches" que constituent les arbres, un drainage insuffisant, une période pluvieuse, suffisent à transformer le sol sableux en marécage.

22 - Pédologie.

Sur ce substrat géologique imperméable, recouvert de lenticles argilo-sableuses d'épaisseur variable, la pédogénèse est fortement influencée par la dynamique de l'eau, par les différents types d'humus, dépendant eux-mêmes de la composition de la végétation et du lessivage. On rencontrera donc une grande variété de types de sols, avec une fréquence toutefois plus marquée des types podzoliques à pseudogley ou même à gley.

De l'étude de JUNG (JUNG op. cit. 1962) et de la carte pédologique qu'il a établie, on peut tirer les données essentielles suivantes :

Les sols podzoliques, ocres podzoliques et les podzols ferrugineux sont les plus fréquents et représentent plus de la moitié des surfaces. Si l'on ajoute les sols lessivés à pseudogley, on peut classer plus de

80 % de l'ensemble des sols de ILAGUENAU.

La richesse en sables grossiers des sols podzoliques les rend filtrants, tandis que les éléments fins sont plus abondants dans les podzols et les sols lessivés à pseudogley.

La matière organique est peu décomposée, surtout dans les horizons A₀ des sols à Mor, fréquents sous les Pins et les Epicéas. Elle est beaucoup mieux dissociée sous feuillus avec un indice $\frac{C}{N}$ qui passe de 30 sous les Pins à 11-16 sous feuillus.

Les pH des horizons supérieurs sont généralement bas (3,5 à 4,5). Ceci est compensé par les pH relativement élevés (5 à 6) des horizons profonds à pseudogley, les marnes oligocènes étant riches en ions basiques.

A titre d'exemple, nous reproduisons des tableaux d'analyses effectuées par le Laboratoire de Pédologie de NANCY, dans la parcelle 222 de Ière série. Cette parcelle a été le lieu d'implantation d'une expérience de fertilisation que nous avons suivie sous l'angle de l'influence des engrais sur le Lophodermium pinastri (voir chapitre VII, § 72).

Fosse n° 1

Horizons			pH	C	MO	N	C/N	K	Ca	P ₂ O ₅ /pp
A _{p1}	(0-10)	1	3,9	3,32	5,7	0,20	16,6	0,18	0,39	0,04
A _{p2}	(10-30)	2	4,4	1,61	2,8	0,09	17,8	0,08	0,13	0,09
B	(-45)	3	4,7	0,51	0,9	-	-	0,07	0,07	0,04
C	(-90)	4	5,0	-	-	-	-	0,05	0,13	0,01

Argile		Limons fins	Limons grossiers	Sable fin	Sable grossier
1	6,4	3,1	1,2	20,4	62,3
2	4,5	3,1	0	15,7	73,8
3	2,7	3,6	0,7	19,2	72,9
4	0,3	1,8	0	20,5	77,4

Coupe à blanc d'une ancienne futaie de Pin sylvestre.

Description du sol :

A_{p1} Horizon humifère avec humus brut remanié par labour.
Noir à la partie supérieure, brun-noir au-dessous. Sableux particulaire.
Racines de pin peu nombreuses.

A_{p2} Brun-rouille, encore riche en MO. Sableux particulaire.
Peu de racines. Transition progressive avec B.

(40-70) B Rouille vif, sableux particulaire. Peu de racines
fines de pin. Transition progressive avec C.

C Gris-rose. Sable des alluvions modernes. Couleur très
uniforme. Pas de racines.

Sol ocre podzolique typique

Fosse n° 2

		pH	C	MO	N	C/N	K	Ca	P ₂ O ₅	%
A _{p1}	(0-10)	1	3,85	3,69	6,3	0,19	19,4	0,18	0,42	0,02
A _{p2}	(-25)	2	4,0	2,49	4,3	0,14	17,8	0,13	0,25	0,03
B	(-55)	3	4,6	0,37	0,6	-	-	0,05	0,13	0,03
C _g	(-85)	4	4,9	-	-	-	-	0,22	0,25	0,01

	Argile	Limons fins	Limons grossiers	Sable fin	Sable grossier
1	6,9	3,1	1,2	20,1	61,6
2	7,1	3,5	0,9	19,9	63,4
3	3,7	2,6	0,6	18,9	73,2
4	0	1,0	1,1	18,4	78,6

Description du sol :

A_{p1} Humus brut travaillé par labour. Noir.

A_{p2} Humus travaillé par labour. Sableux. Brun-noir particulière. Racines moyennes et fines. Transition progressive avec B.

B Rouille vif. Sableux particulière. Racines fines de pin nombreuses. Quelques racines moyennes. Transition progressive avec C.

C Sable des alluvions anciennes. Blanc rosé. Quelques taches de rouille. Très peu de racines.

Sol ocre podzolique à gley profond

			pH	C	MO	N	C/N	K	Ca	P ₂ O ₅ %
A ₀	(0-10)	1	3,25	29,5	59,0	0,98	30,1	0,99	2,89	0,02
A ₁	(10-20)	2	3,6	4,98	8,6	0,22	22,6	0,20	0,30	0,02
A ₂	(-25)	3	4,2	1,89	3,2	0,09	21,0	0,12	0,25	0,05
B _h	(-40)	4	4,35	2,40	4,1	0,11	21,8	0,06	0,10	0,07
C _{gr}	(-65)	5	4,4	0,14	0,2	-	-	0,025	0,16	0,06

	Argile	Limons fins	Limons grossiers	Sable fin	Sable grossier
1	-	-	-	-	-
2	9,1	10,8	5,1	18,4	47,0
3	10,3	6,5	3,8	23,7	51,9
4	9,3	12,5	1,0	23,5	49,1
5	3,5	4,4	2,9	22,0	66,3

Description du sol :

A₀ Humus brut fibreux.

A₁ Noir massif plastique. Riche en MO. Transition assez progressive.

A₂ Brun, sableux, massif infiltré d'humus. Transition progressive.

(30-42) B_h Noir, sablo-limoneux, humique, massif. Transition assez brutale avec GR.

(42-75) GR Beige-jaunâtre, sablo-limoneux, massif. Eau à 55 cm.

C Alluvion pliocène sablo-argileuse à graviers de quartz.
Jaune à taches rouilles.

Podzol humique à gley

Ces prélèvements sur des fosses situées à moins de cent mètres l'une de l'autre permettent de se rendre compte des différences considérables entre les sols de HAGUENAU sur roche-mère identique.

En conclusion, les sols de HAGUENAU, filtrants, parfois profonds, à sous-sol riche en bases et en éléments fins, seraient très favorables à la végétation forestière, si les caprices de la nappe phréatique ne les condamnaient dans certaines circonstances à l'asphyxie et à une quasi-stérilité.

23 - Végétation

L'étude de la végétation peut confirmer ou nuancer les enseignements de la pédologie.

L'analyse de JUNG (op. cit. 1962), basée sur la méthode de BRAUN-BLANQUET, fait apparaître 6 types de peuplements forestiers, qui cadrent assez bien avec les données pédologiques.

Sur les sols hydromorphes ou à pseudogley proche de la surface, souvent à proximité des ruisseaux, on trouvera l'Aulnaie-Frênaie constituant le Type I. L'association comporte le Deschampsia cespitosa P.B., divers Carex spp., les Polystichum Filix-mas Roth et P. spinulosum DC, l'Athyrium Filix-femina Roth, divers Juncus spp.

Si un meilleur drainage permet la constitution en surface d'un mull actif, on trouvera le Type II des Chênaies-Charmaies à Quercus pedunculata Ehrh., avec encore le Deschampsia cespitosa et certains Carex spp. mais avec déjà la Potentilla sterilis L. et la Stellaria holostea L.

Si, à la suite de coupes, de plan d'eau remonte, le Juncus effusus L., les Carex spp., le Calamagrostis Epigeios Roth et surtout le Molinia caerulea (L.) Moench. deviennent envahissants.

Sur les sols alternativement inondés et desséchés, à horizon très acide et à pseudogley plus ou moins profond, sols qui sont très fréquents à HAGUENAU, on trouvera la Pineraie à Molinia correspondant au Type III. Les plantes associées seront le Betula alba L., le Rhamnus frangula L. et le Sorbus aucuparia L., avec parfois le Pteris aquilina L. supplanté par le Vaccinium myrtillus L. dès que le sol est mieux drainé.

Lorsque le drainage s'améliore encore, on peut trouver sur des sols à pseudogley profond une Chênaie-Charmaie à Luzula (Type IV), associée au Milium effusum L., au Glechoma hederacea L. et au Deschampsia flexuosa Griseb.

En zone encore plus sèche, le Pin est associé au Vaccinium myrtillus, au Calluna vulgaris Salisb. et au Deschampsia flexuosa. Cette association de la Pineraie à Vaccinium (Type V) est fréquente à HAGUENAU sur les sols ocre-podzoliques et comporte un sous-étage arbustif à base de Fagus silvatica L., de Sorbus aucuparia et d'Ilex aquifolium L.

Au bout de l'échelle de la sécheresse, la Pineraie à Deschampsia flexuosa (Type VI) reposant sur les sables plus épais, ne laisse plus place dans son association qu'au Calluna vulgaris et au Sarothamnus scoparius Koch.

Compte tenu de l'influence prépondérante de la profondeur du plan d'eau sur la définition de ces types, on passe fréquemment de l'un à l'autre, à l'intérieur de la même parcelle et on conçoit que l'action du forestier, par la coupe et surtout par le drainage, peut être déterminante.

24 - Climat.241 - Généralités.

A la différence de la pédogénèse et de la végétation, le climat est assez homogène sur la forêt de HAGUENAU et même sur l'ensemble du Bas-Rhin.

Le massif vosgien exerce une influence déterminante sur le climat de l'Alsace. En effet, sans la présence de cette barrière montagneuse, le climat alsacien serait un climat de transition mi-océanique, mi-continentale. Si l'Alsace présente un climat assez différent du Nord au Sud, cela tient à la situation plus ou moins abritée par les Vosges. Ainsi le caractère continental ou océanique sera plus ou moins marqué.

Dans le cas de la forêt de HAGUENAU, il faut remarquer qu'à son niveau, le massif vosgien n'est pas très élevé et ne forme finalement que le rebord oriental du plateau lorrain. L'influence des Vosges est, de ce fait, beaucoup plus faible qu'au Sud.

Voyons, maintenant, les caractères principaux du climat pour la forêt de HAGUENAU, que l'on peut déduire des données obtenues dans différents postes météorologiques. L'un d'entre eux, celui d'EBERBACH, est géré par le Centre national de Recherches forestières.

242 - Le régime pluviométrique.

Pour l'étude des normales de pluviosité, nous disposons des données de plusieurs postes, établis soit en forêt même (EBERBACH, SCHWARZLACH, DACHSHÜBEL), soit plus loin (DRUSENHEIM, STRASBOURG).

EBERBACH 135 m	SCHWARZLACH 140 m	DACHSHÜBEL 150 m	STRASBOURG 138 m
<u>Lat.</u> 48° 50' N	<u>Lat.</u> 48° 51' 52" N	<u>Lat.</u> 48° 50' N	<u>Lat.</u> 48° 35'
<u>Long.</u> 7° 55' E	<u>Long.</u> 7° 49' 30" E	<u>Long.</u> 7° 48' E	<u>Long.</u> 7° 46'

La hauteur annuelle moyenne de la pluie est de 892 mm à EBERBACH°, plus à l'Ouest à DACHSHÜBEL, 825 mm, et au Nord de cette dernière station à SCHWARZLACH, 910 mm.

Il y a une diminution de la pluviométrie du Nord au Sud : comme de confirment les chiffres relevés à DRUSENHEIM : 871 mm, et à STRASBOURG : 761 mm.

Il est intéressant d'étudier les variations mensuelles de précipitation ; leur importance pendant la saison froide permettra d'apprécier le caractère continental du climat.

La figure II.1 donne la répartition mensuelle des pluies pour les stations de la forêt de HAGUENAU et pour celles de STRASBOURG et COLMAR. Le caractère continental est beaucoup plus accusé en forêt de HAGUENAU qu'à STRASBOURG et COLMAR.

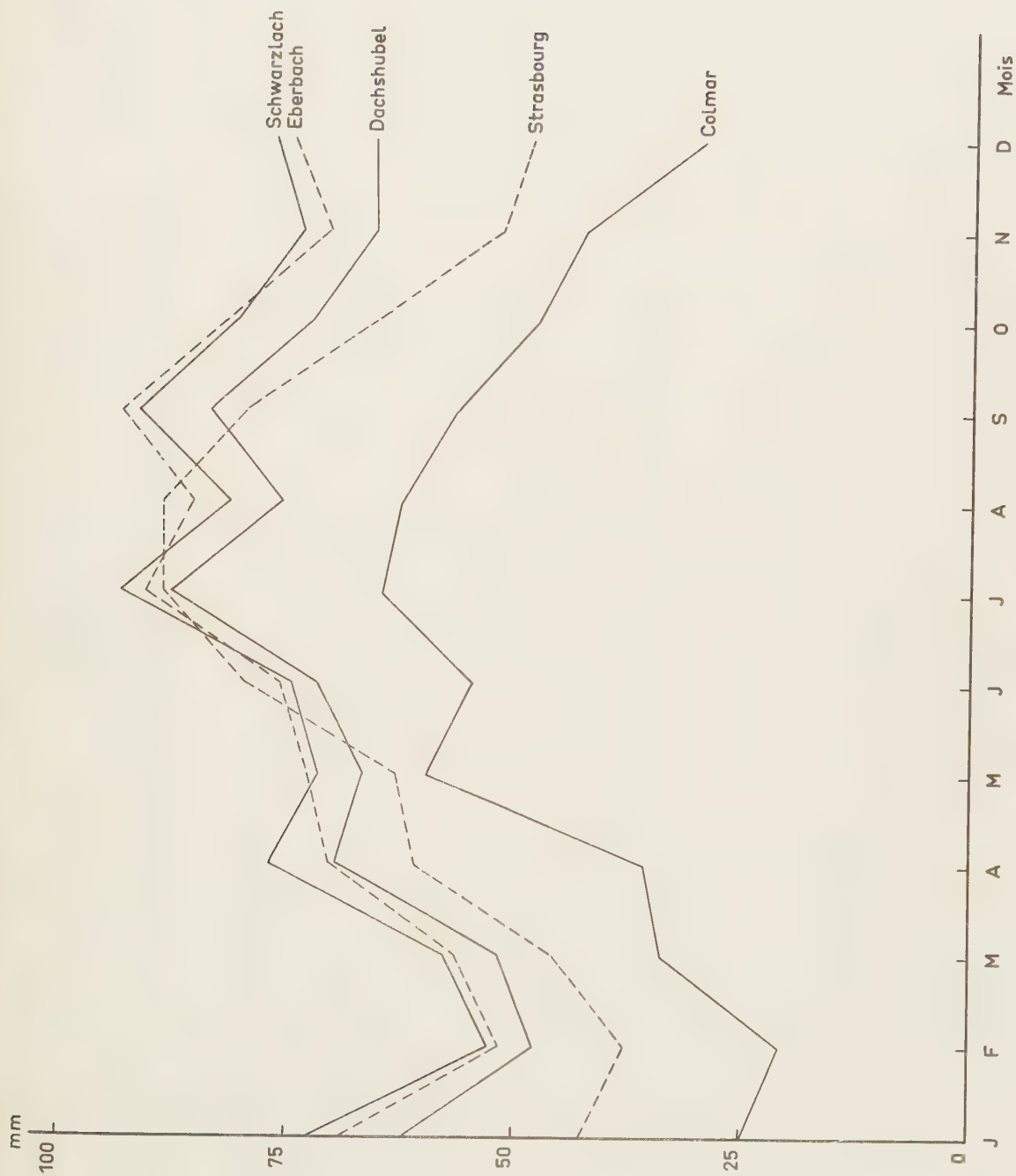
Pour les 3 stations forestières, il n'y a pas de différence sensible et d'ailleurs le rapport des précipitations du mois le plus humide au plus sec donne les chiffres suivants :

SCHWARZLACH	: 1,8
DACHSHÜBEL	: 1,8
EBERBACH	: 1,8
DRUSENHEIM	: 2,0
STRASBOURG	: 2,3
COLMAR	: 3,0

Un caractère important du régime pluviométrique est le nombre moyen de jours de pluie pour les différents mois de l'année. Malheureusement, nous ne disposons que des données obtenues au poste de STRASBOURG (tableau II.a). Le nombre total de jours de pluie est voisin pour tous les mois de l'année, mais il faut remarquer que le nombre de jours de fortes pluies (+ de 10 mm) est plus élevé en mai et octobre.

Il est également intéressant de connaître le nombre de jours de brouillard. A STRASBOURG, les normales sont les suivantes :

° Normale pour la période 1911-1940.



REPARTITION MENSUELLE DES PLUIES POUR
DIFFERENTES STATIONS EN ALSACE

Figure 11

1

2

3

4

Tableau II. a

REPARTITION DES JOURS DE PLUIE PAR INTENSITE A STRASBOURG

Mois Intensité	J	F	M	A	M	J	J	A	S	O	N	D	Année
moins de 1 mm	6	4	4	4	3	4	3	3	3	4	6	6	50
1 - 10 mm	10	8	8	11	9	8	9	9	8	6	7	9	102
plus de 10 mm	0	0	0	1	3	2	2	2	2	4	2	1	19
Total	16	12	12	16	15	14	14	14	13	14	15	16	171

J	F	M	A	M	J	J	A	S	O	N	D	Année
9	6	4	2	2	2	1	3	6	7	10	11	63

En ce qui concerne les précipitations, des observations ont été effectuées depuis mai 1965 à la Maison Forestière d'EBERBACH (voir tableaux II.b). Les chiffres relevés montrent que les années 1966, 1967 et 1968 ont eu des pluviométries supérieures à la normale.

243 - Durée d'insolation.

Ici encore, nous ne connaissons les normales que pour STRASBOURG. Il est permis de penser que l'insolation en forêt de HAGUENAU doit être voisine, mais inférieure à celle observée à STRASBOURG (tableau II.c).

244 - Températures.

Les normales de température ne sont pas connues pour la région de HAGUENAU. Nous ne disposons que de celles qui ont été calculées pour STRASBOURG (tableau II.c). Le mois le plus froid est janvier et le plus chaud juillet. Depuis mai 1965, nous avons les températures maxima et minima à EBERBACH (tableaux II.b). Les moyennes mensuelles de température ne sont pas très différentes des normales à STRASBOURG.

245 - Les vents.

D'après les fréquences de vent relevées à STRASBOURG (voir tableau II.d) pour l'année, les vents se classent par fréquence décroissante comme suit : S, N, SW, NE, W, NW, SE, E. Il est possible qu'en raison de sa situation plus au Nord, la forêt de HAGUENAU ait un régime un peu différent.

Pendant la période avril-novembre, le vent dominant paraît être le vent du Sud, sauf en mai et en septembre où domine le vent du Nord.

Tableau II. b

OBSERVATIONS CLIMATOLOGIQUES

Poste de Haguenau (67)

Année 1965					Année 1966								
	Précipitations		Température				Précipitations		Température				
	mm	Nombre de jours	M	m	moy.		mm	Nombre de jours	M	m	moy.		
Janvier						70,3	13	1,1	-5,7	-2,3			
Février						70,9	17	9,7	2,0	5,9			
Mars						60,8	19	9,3	-1,8	3,8			
Avril						54,1	16	16,2	3,4	9,8			
Mai	112,6	18	17,5	5,9	11,7	58,0	15	20,6	4,8	12,7			
Juin	132,1	16	21,5	9,5	15,5	127,5	17	23,3	8,9	16,1			
Juillet	77,1	19	22,3	9,7	16,0	99,0	17	21,2	7,7	14,5			
Août	61,6	14	22,5	8,3	15,4	188,0	15	20,6	8,7	14,7			
Septembre	105,7	20	19,0	6,8	12,9	50,4	7	20,5	7,1	13,8			
Octobre	12,4	7	13,5	3,2	8,4	68,1	17	16,2	7,1	11,7			
Novembre	128,3	20	8,1	-0,4	3,9	68,5	16	4,8	-0,9	2,0			
Décembre	171,4	24	6,5	0,6	3,5	146,6	21	5,8	-0,3	2,8			
Total						1062,2	190						
Moyennes de 1'année.....						Moyennes de 1'année.....					14,1	3,4	8,8

Tableau II. b
(suite)

OBSERVATIONS CLIMATOLOGIQUES
Poste de Haguenau (67)

Année 1967					Année 1968						
	Précipitations		Température				Précipitations		Température		
	mm	Nombre de jours	M	m	moy.		mm	Nombre de jours	M	m	moy.
Janvier	54,9	13	4,6	-2,7	1,0	Janvier	100,6	20	3,8	-3,0	0,4
Février	46,3	13	9,1	-1,7	3,7	Février	72,0	15	6,4	-1,6	2,4
Mars	53,6	19	12,4	0,5	6,5	Mars	36,9	13	12,3	-1,1	5,6
Avril	44,9	12	15,0	0,3	7,6	Avril	131,5	16	16,5	2,6	9,6
Mai	123,1	19	20,7	5,5	13,1	Mai	125,3	16	18,2	6,6	12,4
Juin	72,9	13	21,8	8,0	14,9	Juin	55,6	11	22,8	9,4	16,1
Juillet	68,3	8	27,0	10,6	18,8	Juillet	96,3	17	23,0	10,6	16,8
Août	131,1	11	24,2	10,0	17,1	Août	136,8	20	21,6	11,2	16,4
Septembre	100,8	13	19,9	8,2	14,1	Septembre	99,1	20	18,9	8,8	13,8
Octobre	74,9	14	17,4	6,4	11,9	Octobre	44,2	9	14,6	6,7	10,7
Novembre	92,6	16	7,7	0,2	4,0	Novembre	46,1	8	6,6	1,6	4,1
Décembre	108,1	17	2,9	-3,4	-0,3	Décembre	47,4	12	1,8	-3,5	-0,8
Total	971,5	168				Total	991,8	177			
Moyennes de l'année.....			15,2	3,5	9,4	Moyennes de l'année.....			13,9	4,0	9,0

Tableau II. c

NORMALES ° DES TEMPERATURES MENSUELLES ET DE L'INSOLATION

(nombre moyen d'heures de soleil) à STRASBOURG

° normales 1921-1950.

	J	F	M	A	M	J	J	A	S	O	N	D	Année
Maximum	3,9	6,0	11,1	15,5	19,9	23,0	25,2	24,3	21,0	14,7	8,0	3,6	14,7
Minimum	-1,8	-1,5	0,9	4,5	8,1	11,2	13,3	12,8	10,1	5,9	2,2	-1,4	5,4
Moyenne	1,0	2,3	6,0	10,0	14,0	17,1	19,2	18,5	15,6	10,3	5,1	1,1	10,0
Insolation	51	102	157	161	200	218	227	210	165	108	50	39	1688

Tableau II. d

Direction d'où souffle le vent	J	F	M	A	M	J	J	A	S	O	N	D	Année
N	145	224	237	178	230	152	156	159	211	125	143	226	182
NE	145	181	177	143	151	185	135	168	152	125	102	170	153
E	7	12	34	21	24	35	23	38	27	12	19	7	22
SE	75	61	42	64	42	50	42	47	35	50	90	34	53
S	326	218	167	183	150	189	185	214	200	278	319	288	226
SW	177	154	156	173	120	150	181	167	168	228	178	145	166
W	70	63	90	138	138	125	149	124	111	104	72	76	105
NW	55	87	97	100	145	114	129	83	96	78	77	54	93
Totaux pour vérification	1000	1000	1000	1000	1000	1000	1000	1000	1000	1000	1000	1000	1000

STRASBOURG-ENTZHEIM (Bas-Rhin)

Fréquence pour 1000 des directions du vent (calmes exclus)

En conclusion, le climat est de type continental peu accusé, avec pourtant des précipitations abondantes en été ; la moyenne du mois d'août a été supérieure à celle de tous les autres mois de l'année à EBERBACH pour les trois dernières années. A noter également les périodes de sécheresse printannières coïncidant avec la reprise de la végétation et très défavorable aux feuillus. Les gelées tardives, jusque fin mai certaines années, militent également en faveur du Pin sylvestre qui y est peu sensible.

La géologie, la pédologie, certaines caractéristiques du climat, confrontées avec l'existence du Pin sylvestre à l'état naturel, avec sa frugalité et son intérêt économique, semblaient conduire tout naturellement à HAGUENAU le sylviculteur à l'extension de cette essence.

25 - Sylviculture à HAGUENAU - Place du Pin sylvestre.

Le Pin sylvestre apparaît au visiteur comme l'essence-reine de la forêt de HAGUENAU. Il occupe plus de 45 % de la surface totale et plus de 60 % dans la moitié Sud du massif.

Le Chêne pédonculé reste abondant dans la partie Nord, mélangé au Charme. Mais presque partout, pour des raisons essentiellement économiques, le Pin a supplanté ou supplantera le feuillu.

On trouve parfois en mélange ou par bouquets l'Epicéa ou le Pin Weymouth, là où la plantation de Pin sylvestre a échoué, par suite d'un drainage défectueux ou impossible.

A l'occasion d'une récente révision de l'aménagement (24.11.1967), des inventaires permettant d'estimer la proportion des principales essences représentées et des directives concernant les traitements sylvicoles ont été établis et nous ont été communiqués par le Centre de Gestion de HAGUENAU.

Nous en extrayons les données suivantes :

ESSENCES		Observations
Pin sylvestre	45,5 %°	Surtout sur sols podzoliques à pseudo-gley et sables secs.
Chêne	26,4 %	Sur les marnes (pédonculé dominant).
Charme	8,8 %	En mélange avec les chênes.
Hêtre	8 %	En mélange avec les chênes et sous-étage des pins.
Epicéa	4 %	En mélange avec les pins.
Divers	7,3 %	(Frêne, Aulne, Orme, Bouleau, Pin Weymouth).

°(en pourcent de la surface totale estimée 13 365 ha).

Production totale de la forêt : 57 400 m³ par an, soit
4,30 m³ / ha / an.

Mode de régénération.

Les régénérations résineuses sont toutes artificielles et sont exécutées l'année qui suit les coupes à blanc.

Celles effectuées sur labour en plein, méthode introduite à titre d'essai en 1952 et généralisée à partir de 1956 environ, sont en bon état. Celles effectuées sur bandes décapées à la charrue sont satisfaisantes en station sèche, en général ravagées par le Lophodermium en station humide, à pseudogley proche de la surface et envahies par la molinie. Dans ce dernier cas les regarnis nécessaires sont effectués le plus souvent en Epicéa ou en Weymouth.

Les peuplements de Pins sylvestres adultes (128 ans) fournissent une proportion élevée (50 %) de bois d'excellente qualité, très apprécié pour la menuiserie.



PLANCHE II : FORET DE HAGUENAU
PLACE DU PIN SYLVESTRE

Noter la forme branchue de la race locale du *Pinus sylvestris*
et le sous-étage de *Fagus sylvatica*.

1

2

3

4

Rotation des coupes.

Gaulis et perchis (avant 48 ans)	5 ans
Futaie de Pin sylvestre	10 ans

Règles de culture.

Deux méthodes :

- plantation de semis 1-0 à 8 000 / ha (1,50 x 0,80)
- semis sur bandes écartées de 1,50 m (1,5 kg de graines / ha)

puis sarclages, dégagements et lutte chimique contre le Rouge, jusqu'à 5 ans. Les parcelles de 25 ha en moyenne sont quadrillées par des bandes feuillues (Quercus rubra). Un sous-étage de Hêtre est installé sous forme de plants ou complété lorsqu'il existe, à concurrence de 1 600 plants à l'hectare, sous les pins lorsque ceux-ci ont atteint 40-45 ans.

Chapitre III - ETUDE MORPHOLOGIQUE DE L'HOTE ET DU PARASITE

31 - Hôte - Organisation et phénologie sommaire du jeune Pin sylvestre

Après la première année où il pousse successivement des cotylédons puis des feuilles primaires simples, le jeune pin, dès sa deuxième année, amorce l'organisation caractéristique de son appareil végétatif qui comporte essentiellement deux types de rameaux :

- d'une part les rameaux longs, provenant du développement des bourgeons terminaux et couverts de séries d'écailles insérées en spirales ;

- d'autre part les rameaux courts, appelés brachyblastes et composés généralement de deux aiguilles ou pseudophylles. On trouve aussi dans la littérature le terme d'euphyllé, bien qu'il ait été montré qu'il ne s'agissait pas de véritables feuilles mais de rameaux modifiés.

DEBAZAC (1961) a étudié l'évolution, variable selon la position, des points végétatifs chez les Pins et plus spécialement chez le Pinus sylvestris L.. Ces points végétatifs sont situés aux aisselles des écailles le long des rameaux. DEBAZAC a pu distinguer sur un rameau long trois zones distinctes : une zone sans brachyblastes, à la base du rameau, avec seulement des écailles dont les points végétatifs restent inertes,

une zone centrale à brachyblastes sans bourgeon interfasciculaire apparent (la plus importante) et la zone d'extrémité du rameau, au développement plus complexe, avec en particulier les pièces florales, lorsque l'arbre dépasse une dizaine d'années.

Pour ce qui nous concerne, nous devons noter qu'à partir de la deuxième année et au cours des suivantes, un Pin sylvestre ne subissant aucun traumatisme pousse une flèche verticale à partir du bourgeon terminal central et un certain nombre de flèches latérales à partir des bourgeons situés immédiatement en dessous du bourgeon terminal, l'ensemble de ces rameaux longs formant la pousse de l'année ou pseudoverticille.

Le schéma se complique au fil des ans car aussi bien les bourgeons formés à l'extrémité de la pousse terminale que chacun des groupes de bourgeons formés à l'extrémité de chaque pousse latérale fournissent l'année suivante et pour chacun d'entre eux une pousse terminale et les pousses latérales d'un pseudoverticille.

Très rapidement d'ailleurs, les ramifications des rameaux les plus proches du sol sont concurrencées par les rameaux des pins voisins ou étouffées par l'herbe et, privées de lumière, dégènèrent en ne donnant plus que des pousses très courtes ou inexistantes.

Organisation chiffrée

Les observations ci-dessus sont qualitatives.

Nous avons tenté de leur apporter un complément quantitatif en cherchant une méthode d'estimation du nombre, voire de la répartition des brachyblastes, afin d'avoir ultérieurement une base solide pour l'appréciation des effets des défoliateurs.

311 - Méthodes

La période qui nous intéresse particulièrement dans la vie des pins est celle où ils sont le plus fréquemment atteints par le Rouge cryptogamique.

Aussi avons-nous choisi une plantation de départ de 3 ans, en 1967, dans laquelle nous avons sélectionné d'abord 20 arbres, puis 10 la seconde année et 10 la troisième, sur lesquels ont porté les observations (parcelle 55b).

Les abandons de matériel en 1968 proviennent d'un fait

d'expérience, à savoir qu'un arbre choisi une certaine année pour son aspect "régulier" (pas de rameau d'aucun pseudoverticille blessé ou anormal) subit la "vie en forêt", c'est-à-dire les aléas de la concurrence, des attaques d'insectes ou de cryptogames, des blessures accidentelles.

Ainsi, nous avons dû diminuer le nombre d'arbres sur lesquels portaient les mesures, en sélectionnant ceux qui n'étaient pas trop déformés.

Les mesures ont porté sur 4 caractères :

- 1 - la longueur de chaque rameau ;
- 2 - le nombre total d'aiguilles par rameau ;
- 3 - la densité°, déterminée de façon systématique, et non tirée au hasard le long du rameau ; nous avons retenu le nombre d'aiguilles présentes sur une fraction de 10 cm de rameau de part et d'autre de son milieu ;
- 4 - l'emplacement du rameau sur l'arbre qui n'est pas mesuré, mais repéré par un code, établi de la façon suivante :

La tige principale de la première année des comptages est notée 1. Elle correspond à la pousse verticale 1966. En 1967, elle porte une nouvelle pousse verticale notée 2 et des pousses latérales notées 11, 12, 13 ...

Ainsi l'arbre 13, régulier, et qui nous servira d'exemple, fournissait en 1967 le tableau de comptage suivant (observations du 13.10.67) :

		1	11	12	13	14	15	16	17	18	2
N	Nombre d'aiguilles	282	256	204	278	106	244	260	168	234	352
L	Longueur des pousses	25	30,5	23	28	14	24,5	27,5	18	24,5	42
D	Densité au milieu	+	8,8	9,6	10	7,8	11,2	9,8	9,2	8,8	10,8

+ Non estimée, les aiguilles étant tombées pour une part importante d'entre elles.

° Le nombre d'aiguilles par unité de longueur du rameau est très variable le long de celui-ci. Nul à la base (sur quelques cm), il est moyen dans la partie centrale et augmente parfois très fortement dans les derniers centimètres proches de l'extrémité.

Les pousses des années 1964 et 1965, qui se trouvent au voisinage du sol, concurrencées par l'herbe et dépourvues de la majorité de leurs aiguilles, sont négligées.

Il a été procédé à un nouveau comptage en 1968 ; par exemple, pour le même arbre 13 (comptage du 8.11.1968), on a obtenu le code suivant pour les rameaux :

1	11	110	111	112	113	114	115
	12	120	121	122	123	124	
	13	130	131	132	133	134	
	14	140	141				
	15	150	151	152			
	16	absent	161	162	163	164	
	17	170	171	172	173		
	18	180	181	182	183	184	185
2	21	22	23	24	25	26	27 28
3							

En 1969, étant donné que les comptages en forêt devenaient très longs, nous avons abattu et découpé les arbres en rameaux individualisés et codés, puis nous avons procédé aux comptages au laboratoire.

L'arbre 13 a permis de dresser le schéma suivant (10.10.69) :

1	11	110	1100	1101	1102	1103	1104	1105
		111	1110					
		112	1120	1121				
		113	1130	1131	1132			
		114	1140	1141				
		115						
	12	120	1201	1202				
		121	1210					
		122						
		123						
		124	1240					
	13	130	1300	1301	1302	1303		
		131						
		132	1320	1321	1322	1323		
		133	1330					
		134	1340	1341	1342			
	14	140	1400					
		141	1410					

	15	150 151 152	1500 1520	1501	1502	1503	1504	1505		
	16	absent 161 162 163 164	1610 1620 1630 1640	1611 1621	1612	1613	1614	1615		
	17	170 171 172 173	1700 1710 1720 1730							
	18	180 181 182 183	1800 1810 1820 1830	1801	1802	1803				
1	2	21 22 23 24 25 26 27 28	210 220 230 240 250 260 270 280	211 221 231 241 251 261 271 281	212 222 232 242 252 262 272	213 223 233 243 253 263	214 234 244 254 264	215 255 265	216 266	217 267
	3	31	32	33	34	35	36	37	38	39
	4									

Encore l'organisation de l'arbre 13 est-elle relativement simple, car il existe des pins ayant une vingtaine de rameaux par pseudo-verticille.

312 - Résultats

Les résultats sont présentés sous forme d'un tableau, donnant pour les 5 arbres sur lesquels les comptages sont terminés le nombre total d'aiguilles de chaque année, avec en regard le nombre de rameaux sur lesquels les dénombrements ont été effectués. En effet, certains rameaux dominés, trop petits pour qu'on puisse estimer la densité, ont été négligés.

ARBRE N°	Nombre total d'aiguilles			Nombre de rameaux		
	1967	1968	1969	1967	1968	1969
3	3400	17364	18132	12	85	87
12	2558	10735	13601	9	55	92
13	2384	8822	10586	10	44	140 (dont 80 négligés)
18	2554	16376	29700	11	79	179
19	2244	16296	62452	8	53	278

313 - Discussion - Conclusion partielle

Au vu des premiers chiffres obtenus, une conclusion s'impose : l'extrême variabilité du nombre des aiguilles sur un Pin sylvestre de six ans. Pour les 5 arbres mesurés, ce nombre varie de 10586 à plus de 62000 et l'échantillon est si limité que l'écart possible est certainement plus grand.

C'est d'ailleurs un fait d'observation courante qu'un Pin sylvestre qui réussit à prendre quelque avance sur ses voisins les étouffe rapidement en prenant toute la place. Le sylviculteur a donné à ces arbres le nom de "loups" et leur apparition est combattue par les fortes densités de plantation qui imposent la concurrence au départ et par l'éclaircie ensuite.

Le nombre moyen d'aiguilles semble se situer aux environs de 30000 pour un arbre vigoureux de 6 ans et ce chiffre est à rapprocher des chutes d'aiguilles observées sur les tamis de récolte, dans des plantations de 6 ans de la même forêt (LANIER 1968a, et chapitre IV).

Il faut toutefois ne pas exagérer la portée de ces premiers résultats, mais les conserver dans leur cadre. Ils peuvent simplement jeter quelque lumière sur l'organisation et la phénologie du Pin sylvestre.

Le cas examiné est très particulier : nous nous sommes volontairement limité aux classes d'âge qui nous intéressaient. Les formes ultérieures de la croissance, bien que toujours du même type, peuvent revêtir un aspect qui nous a échappé.

Nous n'avons travaillé que dans une parcelle de HAGUENAU et sur la race locale de Pin. S'il est probable d'après nos observations et les recoupements avec la parcelle 103a (voir chapitre IV) que le mode de croissance est sensiblement le même pour tous les pins de HAGUENAU, il y a à coup sûr des différences considérables relatives à la taille des rameaux, la longueur et la densité des aiguilles, pour d'autres races de la même espèce. Ces différences apparaissent dès maintenant dans l'expérience comparative des provenances (chapitre VII, § 73).

Il apparaît également, dès les premiers résultats, les conséquences des accidents inévitables en forêt et qui nous ont contraint à diminuer la taille de l'échantillon (20 arbres puis 10 arbres). Nous avons conservé les 10 arbres en observation pour 1969, bien que leur aspect et le nombre des rameaux qui les compose soient très différents.

Enfin - et sur le plan physiologique, ce fait est fondamental - les aiguilles sont rapidement différenciées sur un même arbre par leur taille, leur poids et partant par leur rôle photosynthétique. Le nombre d'aiguilles seul n'est donc pas suffisant pour estimer la vigueur d'un pin.

Le but plus lointain poursuivi dans cette étude est tout autre : les résultats globaux fournissent d'une part des ordres de grandeur que l'on peut utilement comparer avec les chiffres relevés par LUTHARDT (1968). Il trouve 8000 aiguilles environ sur un pin sain de 5 ans. Notre moyenne pour 1968 se situe entre 10 et 12000. RACK (1963), en enregistrant les chutes d'aiguilles de chaque année, trouve des chiffres comparables. D'autre part, nous voulions essentiellement mettre au point une méthode d'échantillonnage qui tienne compte de la variabilité observée. Nous avons pu déterminer qu'avec un taux de sondage de 22 % (moins du quart des rameaux mesurés), à condition de répartir l'échantillon sur les différents pseudovercilles de l'arbre, on peut aboutir à une précision suffisante, de l'ordre de 10 %.

Des formules faisant intervenir le nombre d'aiguilles échantillonnées, la longueur des rameaux de l'échantillon et la densité sur ces rameaux sont actuellement ajustées en tenant compte de nos données ; elles seront testées dans d'autres zones de la forêt, sur les Pins de différentes provenances et - nous le souhaitons - dans d'autres régions, afin d'en améliorer la valeur.

32 - Le Lophodermium pinastri (Schrad.) Chev.

321 - Position systématique

Parmi les nombreux parasites qui peuvent perturber l'organisation normale du jeune Pin sylvestre (LANIER 1963), le Lophodermium pinastri (Schrad.) Chev. (1), objet de notre étude, figure au nombre des Ascomycètes qui se nourrissent aux dépens des aiguilles.

Le genre Lophodermium n'est pas des plus clairs. On peut noter à cet égard la prudence du systématicien DARKER qui étudie ce genre depuis une quarantaine d'années et qui écrit dans sa révision

(1) Selon DARKER (1967), la liste des synonymes du L. pinastri comporte :

Aporia obscura Duby 1861
Hypoderma pinastri (Schrad.) DC. 1805
Hysterium limitatum Wibel 1799
Hysterium pinastri Schrad. 1799
Hysterium pinastri Schrad. ex Hook 1821
Hysterium pinastri Schrad. ex Fr. 1823
Lophodermellina pinastri (Schrad. ex Hook) v. Hohn. 1917
Lophodermium australe Dearn. 1926
Lophodermium maculiferum Mayr 1890
Lophodermium laricis Dearn. 1926
Lophodermium pinicolum Tehon 1935
Schizothyrium obscurum (Duby) Sacc. 1883
Scolecodothis pinicola Miles 1926.

récente (DARKER 1967) .

"Le genre Lophodermium Chev. ... est le plus difficile à réorganiser de façon satisfaisante ... Les limites du genre définies par von HÖHNEL (1917) et TEHON (1935) sont si manifestement artificielles qu'elles ne sont pas en général admises par les autres mycologues ... Il semble prématuré de tenter pour l'instant une réorganisation qui en vaille la peine."

En effet de nombreuses études s'intéressant au genre, telles celles de von HÖHNEL (1917), NANNFELDT (1932), DARKER (1932), TEHON (1935), TERRIER (1942), n'ont souvent qu'aggravé la confusion, en créant des espèces, voire des genres nouveaux, tant les individualités proches des Lophodermium présentent de caractères les rattachant parfois à des groupes fort éloignés.

Actuellement, le genre Lophodermium est considéré par la grande majorité des auteurs comme un membre de la famille des Hypodermatacées. Celle-ci a été d'abord rangée dans l'ordre hétérogène des Phacidiales en compagnie des formes rattachées maintenant aux Pyrénomycètes ascoloculaires. Puis elle a été séparée de ces dernières en raison de caractéristiques propres, qui la font insérer parmi les Discomycètes inoperculés.

Par les caractères de l'apothécie°, le L. pinastri paraît

° Nous emploierons indifféremment les deux termes apothécie ou hystérothécie pour désigner la fructification ou ascocarpe du L. pinastri. Le premier signifie l'appartenance peu discutable aux Discomycètes. Le second a été créé et employé d'abord par CLEMENTS puis par tous les spécialistes des Hypodermataceae, TEHON (1935), DARKER (1932), TERRIER (1942), GORDON (1966, 1968) pour désigner les ascocarpes intégrant dans leur strate tectrice une plus ou moins grande partie des tissus de leur hôte, et s'ouvrant par une fente longitudinale (rarement plusieurs fentes en étoile).

effectivement devoir être inclus dans les Discomycètes au sens de CHADEFAUD (1960, p. 510). En effet "l'apothécie comporte une surface fertile discoïde, convexe ou concave, avec un hyménium typique composé d'asques et de paraphyses vraies (ascendantes). A maturité, l'hyménium est complètement mis à nu, de façon que les asques puissent éjecter leurs spores directement dans l'air où ensuite elles sont dispersées, le plus souvent par les courants aériens". Le travail de JONES (1935), qui a mis en évidence l'existence de paraphyses vraies, apporte une confirmation à cette appartenance.

Notons cependant que l'hyménium n'est complètement mis à nu que si les conditions d'humectation du support sont satisfaites. Par suite et en raison aussi de certaines analogies du développement de l'ascocarpe avec celui des Dothiorales, qui sont des Pyrénomycètes ascoloculaires - dépourvus de paraphyses vraies -, certains auteurs ont accepté de rapprocher les Lophodermium des Pyrénomycètes (GÄUMANN 1964).

D'autre part le L. pinastri, (ainsi que les Hypodermatacées les plus typiques) s'éloigne des Pyrénomycètes ascoloculaires, car ils possèdent des asques unituniqués. Selon CHADEFAUD (op. cit. 1960), leur appareil apical est du type annelascé. Ce serait à la suite d'une évolution régressive que cet appareil serait devenu fruste sinon inexistant.

La position systématique du L. pinastri est donc sujet à controverse. En décrivant l'apothécie mûre et son ontogénie, nous tenterons de contribuer à éclaircir ce problème.

322 - Description de l'apothécie mère
(planche III.1 et figure III)

Le L. pinastri a fait l'objet d'études morphologiques très précieuses, certaines dans un cadre assez vaste comme celui des Phacidiacées (TERRIER 1942), d'autres à l'échelle du genre Lophodermium (TEHON 1935), une autre enfin consacrée à l'espèce elle-même (JONES 1935).

Bien que déjà anciens, ces travaux conservent toute leur valeur ; toutefois des conceptions plus récentes, comme celles de BELLEMERE (1967) ou de PARGUEY-LEDUC (1966), s'appuyant sur les idées de CHADEFAUD (1960), apportent dès l'abord la précision d'un vocabulaire spécialement adapté à l'étude des fructifications des Ascomycètes Supérieurs. Mais ces conceptions, ayant plutôt en vue un aspect phylétique, apportent également des idées sur la parenté entre les espèces, les genres et les familles.

Une apothécie adulte se présente sous l'aspect d'une tache d'un noir brillant, tranchant sur le fond brun clair de l'aiguille de Pin en cours de décomposition. La forme est celle d'un ellipsoïde dont l'ellipticité est de l'ordre de 1/2 à 1/3, le grand axe étant parallèle à celui de l'aiguille. La fructification est généralement isolée, bien qu'on puisse rencontrer des apothécies associées par paires ou par groupes plus importants sur un petit stroma commun (planche V.1, photos A et B).

La taille, très variable, est fonction des supports aux dépens desquels le champignon s'est nourri (LANIER 1967 b). A maturité, la plus grande dimension varie de 0,5 mm (sur le Pinus resinosa) à plus de 2,5 mm (sur le Pinus maritima ou sur le Pinus laricio corsicana). Les dimensions les plus courantes rencontrées sur le Pinus silvestris sont : 0,90-1,50 mm x 0,32-0,70 mm.

En présence d'humidité, les deux valves constituant le toit se fendent largement selon une ligne de déhiscence longitudinale, située dans le plan médian de la fructification et mettent à nu la couche hyméniale, gris jaunâtre, en forme de lentille ou de galette.

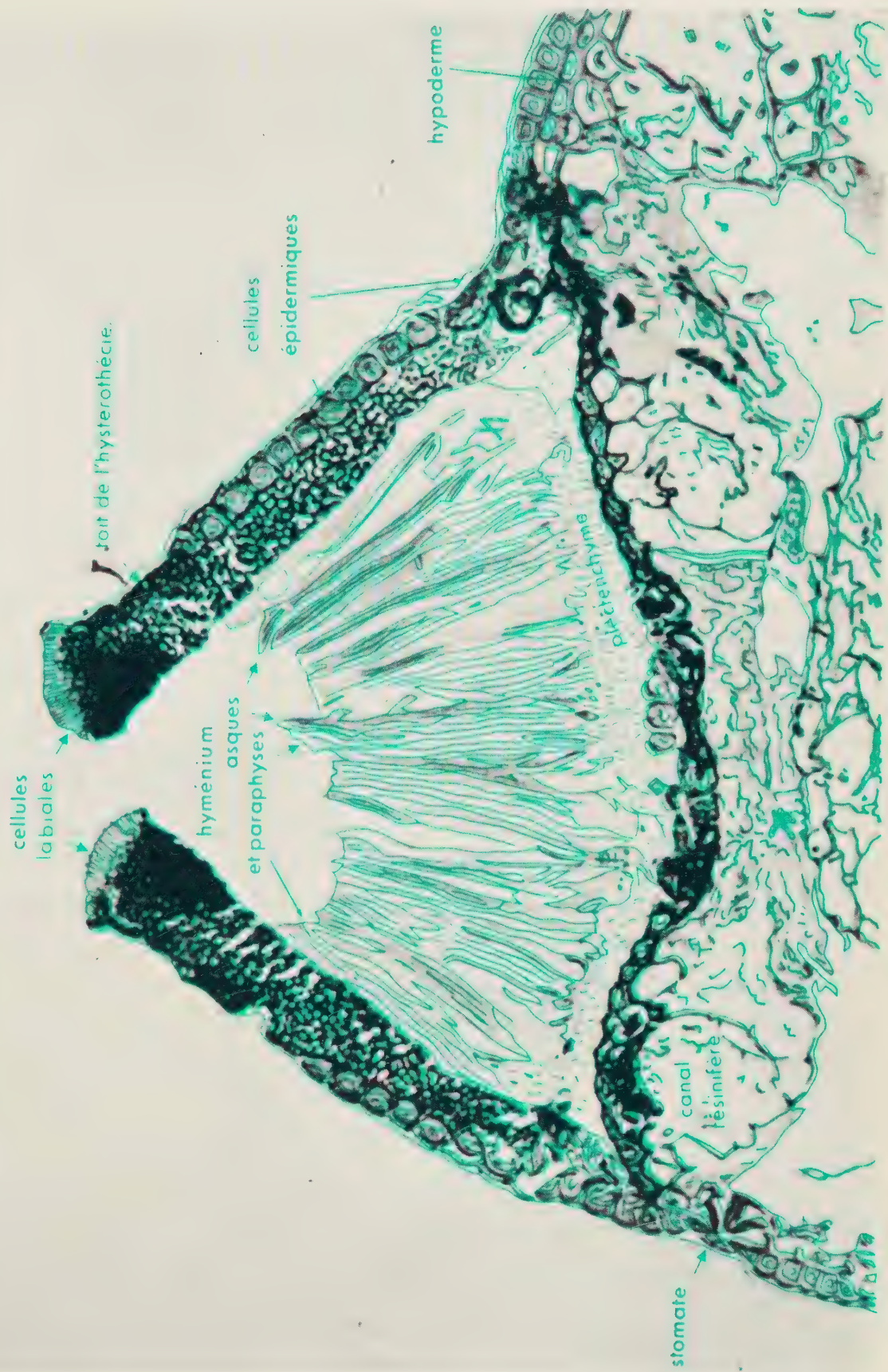
Après la déhiscence, chaque lèvre de l'ouverture est

Planche III.1 - Apothécie mûre

(x 400 immersion)

Légende en surimpression sur le calque.

Figure III HYSTEROTHECIE TYPEIQUE LOPHODERMIIUM PINASTRI SUR PINUS SILVESTRIS.



1

2

3

4

soulignée du côté interne par une étroite bordure hyaline, constituée des cellules labiales, tranchant sur le fond noir carbonacé du toit.

Des coupes transversales, effectuées sur du matériel fixé au Helly (6 heures) ou au FAA° (24 heures sous vide), subissent diverses colorations (hématoxyline de HEIDENHAIM, thionine phéniquée-orange G) de façon à obtenir une bonne différenciation des tissus. Ces coupes permettent de décrire les principales parties constitutives de l'hystérothécie :

1 - Un stroma, ou conceptacle au sens de BELLEMERE (op. cit. 1967), renferme l'hyménium et le plectenchyme sous-hyménial. Il est étroitement solidaire de l'hôte, dont les cellules s'interpénètrent avec les siennes. Sa couleur est brun-noirâtre, plus ou moins dense selon les régions. Il est constitué de deux zones distinctes :

. La partie supérieure, plus ou moins extérieure à l'hôte, à laquelle TERRIER (1942), après NANNFELDT (1932), a donné le nom de strate tectrice et que nous appellerons plus simplement toit, est composée (fig. III, planche III.1) d'un nombre élevé de petites cellules à parois relativement épaisses, brun foncé. Le toit englobe des fragments de cellules épidermiques de l'hôte, entraînées vers le haut par la partie supérieure du toit, après rupture de leurs cloisons anticlinales. Clos avant le stade de maturation de l'apothécie, le toit peut s'ouvrir axialement à maturité en deux valves bordées par les cellules labiales. Celles-ci constituent une zone où la rupture est facilitée, mais elles assurent également l'étanchéité d'une nouvelle fermeture, permettant la maturation de nouveaux asques.

. La partie inférieure du stroma ou strate basale, moins nettement différenciée que la partie supérieure, repose sur l'hypoderme de l'hôte, et s'imbrique fréquemment avec quelques cellules épidermiques ou stomatiques de l'hôte, restées solidaires de celui-ci. Au cours de son développement, la fructification a séparé ces cellules de leur cuticule, qui est restée fixée à la partie externe du toit stromatique.

° Formol	5 %
Acide acétique glacial	5 %
Alcool à 70°	90 %

2 - La partie fertile ou hyménium, comprise entre les deux parties du stroma, est composée d'asques entremêlés de paraphyses. Nos observations confirment que les paraphyses ne sont pas simples (TERRIER 1942), mais cloisonnées au tiers supérieur (planche V.1, D), comme les avait vues von TUBEUF (1901) ; elles sont hyalines, filiformes, parfois renflées au sommet ou plus ou moins recourbées en crosse, lorsqu'elles viennent en contact avec le toit.

La forme des asques varie quelque peu au cours de la maturation, tout en restant approximativement cylindro-claviforme. A maturité, en présence d'humidité et sur du matériel observé frais sans fixation, ces asques nous sont apparus renflés à l'extrémité distale où les spores semblent se presser pour s'échapper (planche V.1, C), en poussant sur le sommet conique.

En observant des asques mûrs au contraste de phase et à fort grossissement, nous avons pu apercevoir les traces d'un anneau apical discret, considéré par CHADEFAUD (op. cit. 1960) comme les restes frustes d'un appareil apical de type annellascé.

Les ascospores filiformes, au nombre de 8 dans l'asque, sont unicellulaires, arrondies à l'extrémité supérieure et effilées-acuminées à l'autre (planche V.1, E), hyalines à grisâtres dans leur portion centrale, entourée d'une gaine mucilagineuse entièrement hyaline.

3 - Entre l'hyménium et la strate basale, on note une zone d'hyphes plus ou moins nets que PARQUET-LEDUC nomme plectenchyme sous-hyménial et que BELLETERE (1967) considère comme la base du carpocentre. Les éléments constitutifs de l'hyménium commencent à s'individualiser à son sommet.

Les dimensions moyennes des principaux éléments constitutifs de l'apothécie mûre sont les suivantes .

Spores		Asques		Paraphyses		Toit	Apothécie	
longueur (μ)	largeur (μ)	longueur (μ)	largeur (μ)	longueur (μ)	largeur (μ)	épaisseur (μ)	mm Grand axe	mm Petit axe
160-80	4-2 °	110-165 °°	10-15	100-185	1,5-1,9	35-50 °°°	0,5 à 2,5	0,3 à 0,75

- ° y compris la gaine de mucilage
- °° à maturité spores différenciées
- °°° sur le Pinus silvestris

323 - Ontogénie de la fructification

Chez les Discomycètes inoperculés, des travaux récents appliqués soit à divers genres du groupe (BELLEMERE 1967), soit précisément au genre Lophodermium (GORDON 1966, 1968) ont montré l'intérêt des études du développement des Ascomycètes pour les situer plus exactement dans la systématique et mieux comprendre leur phylogénie.

Nous étions intéressé à un autre point de vue par ces études détaillées, car elles devaient nous ouvrir des horizons sur la biologie du Lophodermium et en particulier sur les phases de maturation des spores, qui commandent directement la réussite des infections.

La méthode employée a été celle de BELLEMERE (1967) à savoir des récoltes échelonnées au cours de l'année, suivies de fixation, inclusion et coupes sériées (6 à 10 μ), colorées le plus souvent selon la méthode de PRENANT : triple coloration à l'hématoxyline de HEIDENHAIM, l'éosine aqueuse et le vert lumière. On a veillé avec un soin particulier à se référer à l'aspect des coupes axiales lors des observations, afin d'éviter les erreurs d'interprétation auxquelles n'ont pas toujours échappé certains auteurs.

Stades principaux

. Les premières fructifications que l'on voit apparaître

sur une aiguille attaquée par le L. pinastri, après les taches jaune-brunâtre ou violacées qui constituent le premier signe d'une infestation réussie, sont les pycnides allongées du Leptostroma pinastri Desm. Elles se développent souvent dès l'automne sur les aiguilles de l'année précédente, lorsque l'attaque estivale a été intense. Les griffures noires, fines, allongées parallèlement aux lignes de stomates, deviennent très abondantes au printemps de l'année suivant l'infection, aussi bien sur les aiguilles restant en place sur l'arbre que sur celles qui tombent au sol ou dans les pseudovermicelles.

Ces fructifications produisent alors en abondance les conidies bacilliformes décrites en particulier par von TUBEUF (1901) et par JONES (1935). On peut provoquer une émission copieuse de petites gouttelettes hyalines, remplies de conidies, qui sourdent à proximité des stomates de l'hôte, en humectant les aiguilles sur du papier filtre pendant quelques heures. Nos observations concordent avec celles de JONES (1935) quant à la taille des conidies ($5-9 \mu \times 0,5-0,6 \mu$), leur naissance à l'extrémité de conidiophores en phialides, leur accumulation dans la fructification et l'absence de germination.

Nous n'avons jamais pu observer les grosses cellules binucléées que JONES décrit parmi les bases des conidiophores et dont il interprète le mince prolongement dressé comme un trichogyne.

. Développement de l'apothécie (ou hystérothécie).

Les coupes sériées et échelonnées dans le temps nous ont permis de suivre les phases essentielles de l'ontogénie de la forme parfaite.

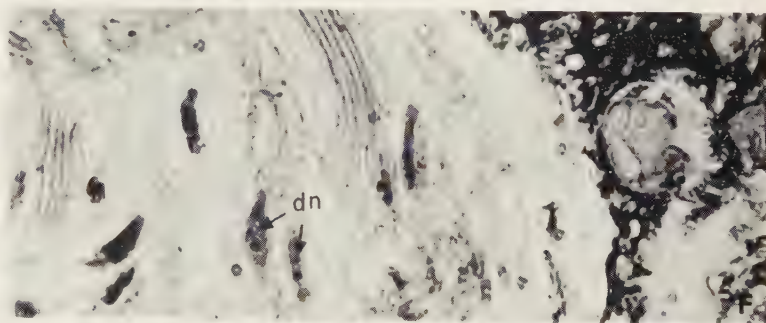
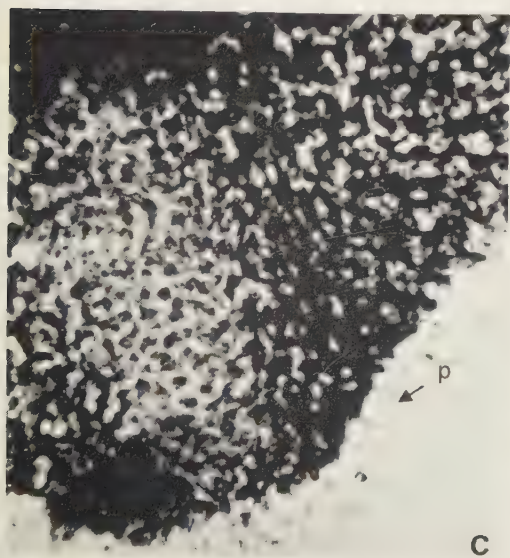
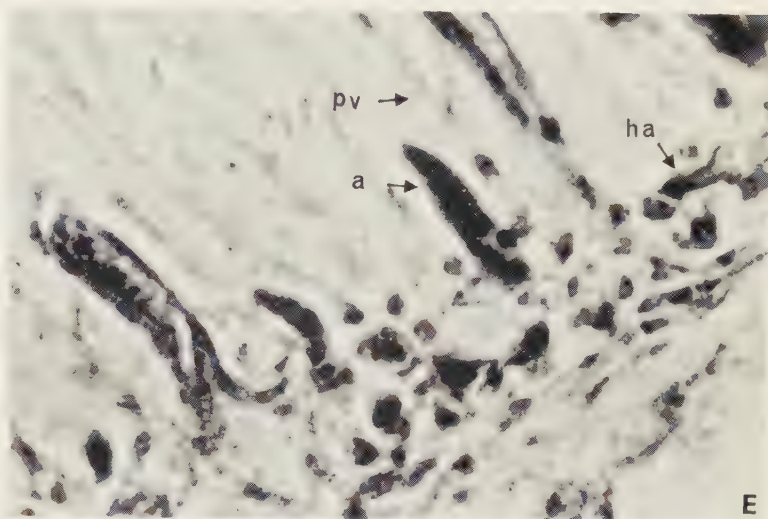
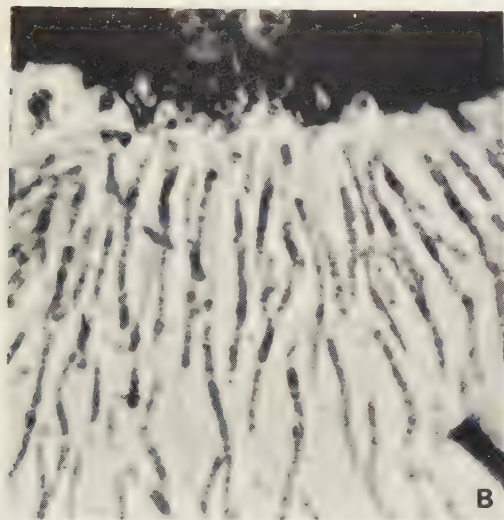
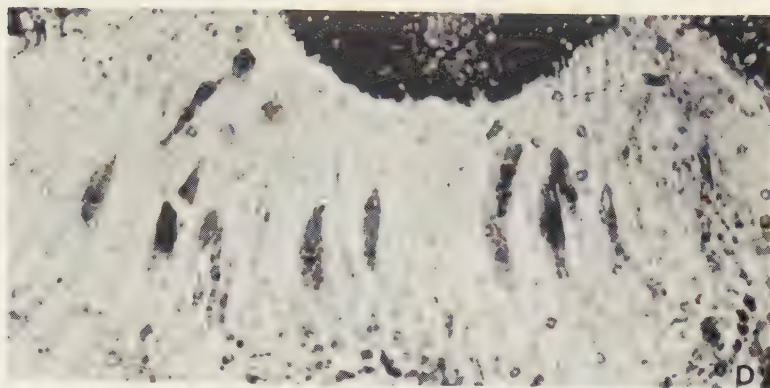
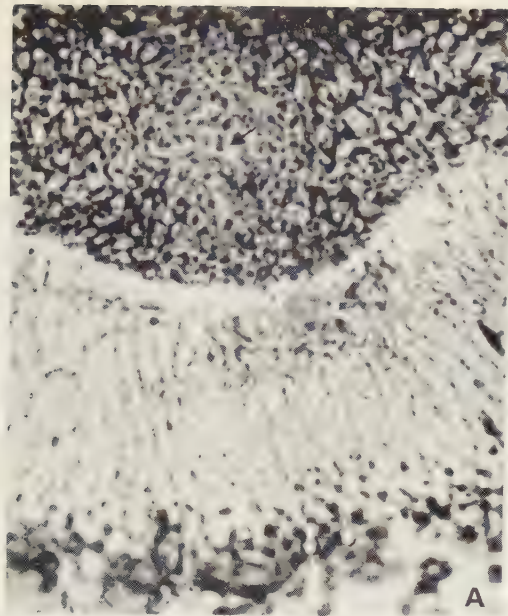
Bien qu'on puisse trouver des apothécies mûres du L. pinastri toute l'année sur les aiguilles du Pinus silvestris, on ne rencontre de jeunes apothécies en cours de développement que sur des aiguilles dans un état de colonisation bien défini : aiguilles rouges ou en cours de brunissement présentant un stade Leptostroma passé ou sur sa fin.

Le passage du très jeune ascocarpe à la fructification mûre se fait, à Haguenau, le plus fréquemment dans la période de mars-avril à début juillet. Plusieurs phénomènes, dont certains sont très brefs, se produisent en se chevauchant dans le temps.



Planche III.2 - Développement de l'apothécie

- A Apothécie jeune - Noter la formation précoce de la future zone de déhiscence (flèche).
- B Phase de séparation des filaments paraphysoïdes.
- C Fin de la différenciation du toit - Noter les filaments paraphysoïdes (p) attachés à la strate tectrice.
- D - E Stades de formation des asques (a) et des paraphyses vraies (pv).
ha : hyphe ascogène.
- F Début de la division des noyaux (dn).
Formation des asques et des ascospores.
- G Formation active des ascospores.
Noter le partage de la chromatine (flèche).



1

2

1

1

1

- Les hyphes mycéliens provenant des parenchymes s'installent dans la zone de contact entre l'hypoderme et l'épiderme. Ils envahissent les cellules de ce dernier tissu et décollent la cuticule en repoussant quelques cellules épidermiques vers l'intérieur.

- Puis, très vite, s'amorce la formation du toit, constitué de petites cellules plectenchymateuses à paroi brune. L'épaississement du toit se produit par adjonction de nouvelles cellules sur sa face interne. Au fur et à mesure que les cellules vieillissent, leur paroi foncée s'épaissit puis leur noyau cesse d'être distinct.

- Parallèlement, sous le toit en développement, apparaissent des filaments allongés qui, dans les stades jeunes, unissent celui-ci à la partie basale du futur hyménium. Ce sont des filaments paraphysoïdes (cf BELLEMERE 1967, p. 401) (planche III.2, A, B, C).

- La zone de déhiscence qui se distingue nettement du reste du toit par l'orientation, la disposition et la transparence relative de ses cellules, est définie très précocement (planche III.2, A et C). Elle est visible dès que le toit a une dizaine de cellules d'épaisseur, puis elle s'élargit et s'étire longitudinalement dans l'épaisseur du toit. JONES (1935) l'a décrite en assimilant ses cellules aux périphyces tapissant les cols de périthèces chez les Pyrénomycètes.

- Lorsque les asques commencent à se former, les filaments paraphysoïdes se rompent. Leur partie supérieure très courte reste attachée au toit (planche III.2, C) et est rapidement résorbée. Le destin de leur partie inférieure est très difficile à élucider, comme toujours en pareil cas. Nous avons noté un stade assez confus, dont l'évolution est certainement rapide, au cours duquel les fragments basilaires des filaments paraphysoïdes restent érigés sur la base de l'hyménium ; ils sont alors en mélange avec les premières paraphyses vraies, qui apparaissent en même temps que les asques (planche III.2, D, E).

- Ces derniers, qui fixent intensément l'hématoxyline, montrent classiquement un gros noyau, qui subit trois divisions successives pour donner les huit noyaux des ascospores (planche III.2, F, G). La séparation du cytoplasme de l'asque en sporoplasme et épiplasme est bien visible. Finalement, les huit ascospores se pressent vers le sommet de

l'asque en un mouvement plus ou moins torsadé.

324 - Discussion - Conclusion

1 - Sur les plans morphologique et ontogénique, les observations les plus précises sont celles de JONES (1932). Bien que nous n'ayons pas retrouvé tous les stades qu'il a décrits, nous sommes en accord avec l'essentiel de ses travaux.

En particulier, nous pensons que le L. pinastri possède des paraphyses vraies (paraphyses ascendantes), dont le développement paraît avoir échappé à GORDON (1966); de ce fait, le L. pinastri se distingue nettement des Pyrénomycètes ascoloculaires. Néanmoins, la présence de filaments paraphysoïdes déjà observés par GORDON (mais appelés à tort pseudoparaphyses par cet auteur^o) est indiscutable. Leur rôle et leur devenir sont peu clairs. Il est peu probable qu'ils assurent l'épaississement du toit comme le pensait JONES (1932). Il n'est pas assuré qu'ils disparaissent entièrement. Si ces filaments persistent, l'ontogénie de la fructification du L. pinastri se rapprocherait de celle décrite par BELLEMERE (op. cit. 1967) chez le Colpoma juniperi (Karst.) Dennis, le Nemacyclus niveus (Persoon ex Fries) Sacc. et le Propolis faginea (Schrad.) Karst. Le nombre d'Hypodermatacées actuellement étudiées n'est pas suffisant pour qu'on puisse tirer de ces quelques observations des conclusions systématiques.

Nous sommes donc en accord avec la classification de CHADEFAUD (1960). Par ses paraphyses vraies et son hyménium plan et largement exposé à maturité, le L. pinastri est un Discomycète. C'est bien un Discostromien au sens de CHADEFAUD, car la fructification de structure relativement simple ne comporte pas de parathécium (cf. BELLEMERE 1967, p. 441). Par leur appareil apical fruste, ses asques inoperculés

^o Voir à cet égard LUTTRELL (1965) Trans. Brit. Myc. Soc., 48, 1, 135-144. Le terme de pseudoparaphyse doit être réservé aux filaments interthéciaux des Pleospora par exemple, qui naissent du toit du stroma et viennent s'attacher à la base de l'hyménium.

l'apparentent aux annellascés, au moins dans l'état actuel de nos connaissances.

2 - Sur le plan de l'évolution du parasite au cours de l'année, cette étude nous a beaucoup appris :

- Le fait que l'on puisse trouver toute l'année des hystérothécies mûres montre qu'une prognose basée uniquement sur l'état de développement des ascocarpes conduit invariablement à l'erreur.

- La maturation des hystérothécies s'effectue surtout au printemps. Les ascocarpes récemment mûrs sont les plus nombreux dans l'été. Comme nous le verrons en étudiant les ascospores (chap. V), il y a coïncidence entre la fin de la maturation des ascocarpes et la brusque augmentation du pouvoir germinatif des spores.

- Ceci ouvre des horizons et peut déjà expliquer les différences observées quant au pouvoir pathogène du Lophodermium pinastri selon les zones climatiques. Si les conditions printanières et du début de l'été sont trop sèches ou trop froides pour assurer un développement normal des ascocarpes, il pourra se produire que ceux-ci exigent deux ou même trois ans pour mûrir asques et ascospores. Ces maturations pourront se produire à une période où les autres conditions de l'infection ne sont pas réalisées.

Ainsi, dans chaque zone climatique, des études sur l'ontogénie du L. pinastri pourront expliquer sa virulence ou sa relative ino-cuité.

Chapitre IV - ROLE ET IMPORTANCE DU LOPHODERMIIUM PINASTRI

41 - Introduction - Causes du développement

De nombreux auteurs ont tenté de relier la cause initiale de la présence du L. pinastri à des facteurs mesurables inhérents à l'hôte. Ainsi des études récentes dues à REINDL (1967) ont montré que les pressions osmotiques sont relativement :

- 1 - plus élevées dans les aiguilles de 1 ou de 2 ans que dans celles de l'année en cours ;
- 2 - plus élevées chez les toutes jeunes plantes (2 à 3 ans) que chez les plus âgées (13 ans).

Ceci s'explique dans le premier cas par une meilleure alimentation en eau, donc une turgescence meilleure dans les parties distales de nos pins. Dans le second cas, il est également évident, surtout pendant les mois où le bilan hydrique est déficitaire°, que les plantes jeunes dont l'enracinement est encore modeste sont défavorisées par rapport à celles dont les racines sont nombreuses et étendues.

° qui sont également ceux où les attaques du Lophodermium sont le plus à craindre, juillet, août et septembre.

Cette théorie déjà ancienne est connue sous le nom de "Welketheorie", que l'on peut traduire par théorie du flétrissement, et due à von TUBEUF. Elle explique bien ce fait d'observation courante, selon lequel un plant de Pin sylvestre, en cours de dessèchement pour une cause quelconque - le pourridié à Clitocybe mellea étant le plus fréquent -, se couvre avec une vitesse considérable de taches de Rouge cryptogamique, le Lophodermium fructifiant d'ailleurs très rapidement. Elle rejoint en outre certaines théories modernes, celle de BIER en particulier, qui, appliquée aux parasites facultatifs, établit une corrélation étroite entre une diminution de la turgescence des tissus végétaux et une augmentation considérable de la sensibilité aux maladies.

Pourtant la pression osmotique n'explique pas tout, ainsi que le note REINDL, puisque la thèse récente de HATTEMER (1964), précisément consacrée au cas du L. pinastri, établit qu'on ne peut trouver de corrélation nette entre les pressions osmotiques des sucres de différentes provenances de Pin sylvestre et leur sensibilité au Rouge.

Elle joue certainement un rôle que l'on peut concevoir lorsqu'on se souvient de la zone de cheminement des hyphes du Lophodermium le long des parois des cellules (JONES 1935) ; leur développement est à coup sûr favorisé par une diminution de la turgescence. Or on sait que l'élasticité des parois cellulaires est variable et qu'en particulier elle diminue avec l'âge des aiguilles.

En dernière analyse, il est probable que les causes de l'envahissement par le L. pinastri des aiguilles de plus de 1 an sont multiples : pression osmotique plus élevée, moins bonne adaptation par une transpiration plus inerte aux variations internes, multiplication des infections qui bloquent certains stomates et permettent, par l'ouverture nécessairement plus longue des autres, des pénétrations plus nombreuses, ce dernier fait rejoignant la notion de "densité infectieuse" de RACK (1963), qui montre que les aiguilles de 3 ans par exemple sont plus atteintes parce qu'elles totalisent les effets successifs des infections passées.

Les facteurs qui gouvernent l'importance et le rôle particulier d'un parasite comportent sa répartition géographique, le nombre et l'importance relative des espèces qu'il colonise et enfin le poids dont il pèse sur la physiologie de ces espèces.

Une étude complète de ces différents points occuperait plusieurs vies de chercheurs-voyageurs. Nous nous contenterons, après avoir rappelé les principaux lieux du globe où le L. pinastri a été relevé et ses principaux hôtes, d'étudier plus en détail quelques méthodes permettant de se faire une idée du rôle qu'il joue dans le cas du Pin sylvestre à HAGUENAU.

42 - Répartition géographique

Le Commonwealth Mycological Institute vient de faire paraître, parmi ses précieuses cartes de répartition des parasites, une réédition mise à jour au 1.10.1968 de l'aire connue du Lophodermium pinastri (figure IV.1).

On constate que cette aire est considérable, puisqu'elle couvre une bonne moitié de l'hémisphère nord et coïncide pratiquement avec l'aire du genre Pinus. Les mentions qui sont faites du parasite en RHODESIE, en AUSTRALIE, en NOUVELLE-ZELANDE, montrent en outre que le Lophodermium est capable de suivre ses hôtes habituels dans les régions où les pins sont introduits. On note que toute l'EUROPE OCCIDENTALE est couverte, ainsi que la SCANDINAVIE, toute la RUSSIE et la SIBERIE Moyenne, le JAPON et pratiquement toute l'AMERIQUE du NORD. Lorsque l'on sait l'importance des pins dans ces différentes régions, à la fois comme essences naturelles et en tant qu'espèces fréquemment utilisées en reboisement de zones difficiles, on comprend mieux l'intérêt porté au Lophodermium.

Les matériels d'herbier confirment l'impression d'ubiquité donnée par le parasite : TEHON (1935) dans sa Monographie du genre Lophodermium donne une liste des spécimens qu'il a observés. Elle ne comporte pas moins de 87 échantillons sur 24 espèces différentes de pins parmi lesquels figurent les Pinus banksiana Lamb., P. contorta

DISTRIBUTION MAPS OF PLANT DISEASES

Map No. 371 Edition 2

Issued 1.x. 1968

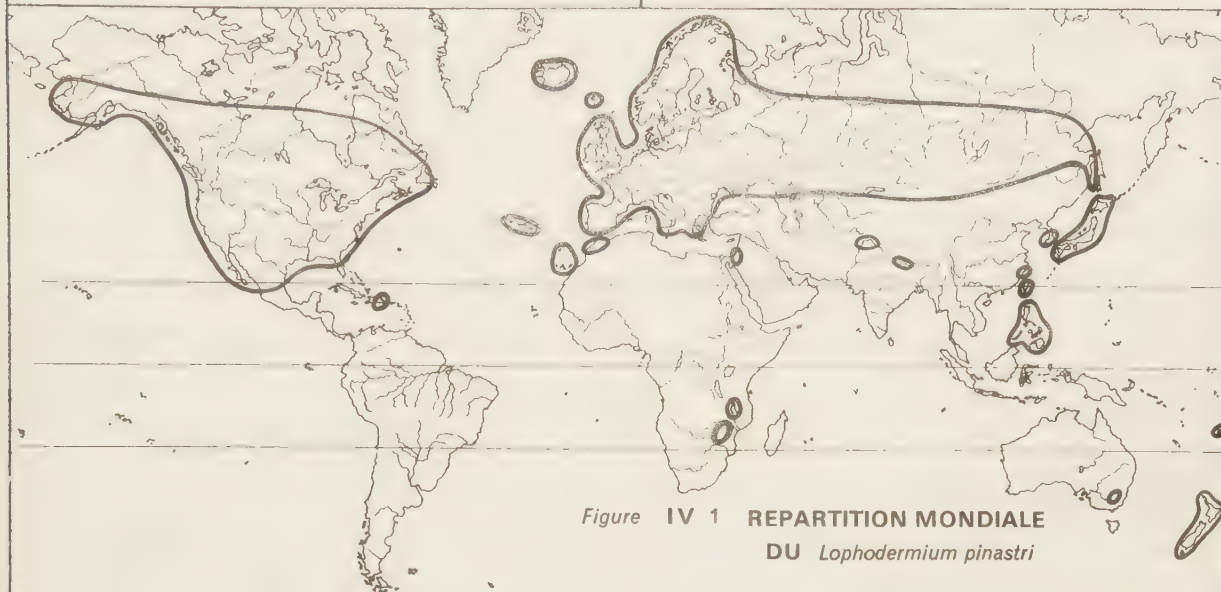
Pathogen: *Lophodermium pinastri* (Schrad.
ex Fr.) Chev.Hosts: Pine (*Pinus* spp.)

Figure IV 1 REPARTITION MONDIALE
DU *Lophodermium pinastri*

AFRICA

- Canary Is. [Jørgstad (42:531) p. 34]
- *Malawi [43, 877]
- Morocco [Rieuf (40:88) p. 96]
- *Rhodesia [Hopkins (30:79) p. 53]

ASIA

- China (Chekiang) [12:396]
- Formosa (Taiwan) [Sawada (41:642); 44, 2620]
- India (Kashmir) [Butler & Bisby (41:18) p. 74]
- Israel [15:683]
- Japan [46, 3232]
- Korea (S.) [Bakshi, p. 369, in 47, 921]
- Nepal [47, 1069]
- *Pakistan (W.) (Muzaffarabad)
- *Philippines
- *U.S.S.R. (Azerbaijan, Caucasus, N.W. Chebyabinsk, Kazakhstan, Siberia) [9:498; 38:579; 39:283; 42:419; 47, 1314]

AUSTRALASIA & OCEANIA

- Australia (Canberra) [46, 1351]
- *Fiji [44, 1351b]
- New Zealand [35:498]

EUROPE

- *Austria [Tehon (15:54) p. 56]
- Azores [43, 2748]
- Belgium [15:473]
- Bulgaria [5:525]
- Czechoslovakia [34:827]
- Denmark [35:558]
- Faeroes [37:457]
- Finland [36:436]
- France [37:399, 562]
- Germany [32:49, 526]
- *Great Britain & Northern Ireland [15:267; 35:556; 38:711, 714; 46, 3630d]

- Greece [19:582]
- Hungary [Spaulding (41:175) p. 146]
- Iceland [Jørgstad (42:666)]
- Ireland (Republic of) [Adams, Proc. Roy. Irish Acad., 28, Sect. B., p. 134, 1910]
- Italy [10:774]
- Netherlands [31:516]
- Norway [11:136]
- *Poland [37:685]
- Portugal [43, 2748]
- *Romania
- Spain [22:186]
- Sweden [Lindfors & Holmberg (20:392) p. 129]
- Switzerland [35:247]
- U.S.S.R. (Baltic States, Middle Volga Region, Ukraine) [40:331; 45, 1285d, 2264; Spaulding, loc. cit.]
- Yugoslavia [Tehon (15:54) p. 56]

NORTH AMERICA

- *Canada (widespread) [Connors (46, 3383) p. 203]
- *United States (widespread, incl. Alaska) [Agric. Handb. U.S.D.A. 165, 1960 (40:511); 31:401]

CENTRAL AMERICA & WEST INDIES

- Dominican Republic [Tehon (15:54) p. 56]

*Specimens in Herb. IMI

Syn. *Lophodermium pinicolum* Tehon

*Nous remercions le Commonwealth
mycological Institute d'avoir bien
voulu nous autoriser à reproduire
la carte n° 371*

1

2

3

4

Dougl., P. silvestris L., P. nigra Arn., P. pinaster Ait., qui sont les plus couramment répandus dans le monde.

Les exsiccata les plus célèbres, de Cooke, Krieger, Petrak, Rabenhorst, Ravenel, Roumeguère, Saccardo, Sydow, de Thuemen, Ellis, Clements, comportent tous le L. pinastri dans leurs collections.

On peut donc conclure en qualifiant la répartition du L. pinastri de mondiale et coïncidant en fait avec l'aire du genre Pinus. Nous verrons néanmoins l'intérêt de la découverte de zones où, pour des raisons écologiques, il est absent. Il en est à coup sûr ainsi des steppes de l'Asie Centrale, de la Grande Prairie américaine et des déserts.

43 - Liste des hôtes

TEHON (op. cit.) fournit la liste suivante : Pinus albi-caulis Engelm., P. Armandi Franch., P. attenuata Lemn., P. banksiana Lamb., P. contorta Dougl., P. echinata Miller, P. excelsa Wall., P. Jeffreyi Grev. et Balf., P. koraiensis Sieb. et Zucc., P. monticola Dougl., P. mughus Scopoli, P. nigra austriaca (Höss) Novak, P. occidentalis Swartz, P. parviflora Sieb. et Zucc., P. pinaster Ait., P. ponderosa Laws., P. radiata D. Don, P. resinosa Ait., P. rigida Mill., P. sabiniana Dougl., P. silvestris L., P. cembra L., P. halepensis Mill., P. strobus L., P. taeda L.

Nous pouvons pour notre part confirmer la présence du L. pinastri en FRANCE sur la plupart des pins naturels ou introduits qui y prospèrent.

Pinus silvestris (Alsace, Lorraine, Massif Central, Pyrénées, Région parisienne, Normandie, Vallée de la Loire)

Pinus nigra ssp. clusiana Clem. (Sud-Est de la France)

Pinus nigra ssp. laricio Poiret (Centre et Centre-Ouest)

Pinus nigra ssp. nigricans Host. (Lorraine, Bourgogne, Provence, Massif Central)

Pinus uncinata Ramond in D.C. (Vosges, Pyrénées)

Pinus cembra L. (Alpes)

Pinus pinaster Ait. (Landes, Provence, Ouest de la France)

Pinus halepensis Mill. (Provence, Liban)

Pinus resinosa Ait. (Lorraine, Québec)

Pinus ponderosa Laws. (Lorraine, Washington et Oregon)

Pinus banksiana Lamb. (Lorraine, Québec et Alberta)

Pinus contorta Dougl. (Alberta, Colombie britannique)

Pinus radiata D. Don (Landes)

Pinus pinea L. (Provence, Liban, Pyrénées Orientales)

Pinus strobus L. (Québec, Vermont, Alsace, Vosges)

Nous pouvons ajouter, grâce aux prospections effectuées en FRANCE et aux envois d'échantillons analysés par le Laboratoire de Pathologie du Centre national de Recherches forestières, que des dégâts parfois sérieux ont été constatés dans les localités et sur les espèces suivantes :

CAS DE "ROUGE CRYPTOGAMIQUE" OBSERVES AU COURS DES DERNIERES ANNEES EN FRANCE

HOTE	DATE	ORIGINE	OBSERVATIONS - (Gravité)
Pinus silvestris	10.03.1952	Forêt du Perche (Orne)	Semis en bandes. Parties basses du terrain.
	4.06.1955	Forêts de Saint-Avoid et Bitche (Moselle)	Attaque grave entre <u>3</u> et <u>10</u> ans.
	28.05.1955	Forêt de Haguenuau (Bas-Rhin)	Attaque grave entre 1 et 5 ans. Semis en bandes.
	14.10.1957	Chissey (Saône-et-Loire)	
	11.02.1958	(Orne)	Jeunes plants 2-3 ans.
	5.05.1958	Wassy (Haute-Marne)	Plants jusqu'à 8 ans. Attaque sérieuse.
	15.04.1959	Forêt de Retz (Aisne)	Semis sur bandes. 5 à 6 ans. Jusqu'à 100 % de pertes dans certains secteurs
	3.03.1961	Sainte-Hélène (Vosges)	Pépinière.
	27.07.1961	Forêt de Haguenuau (Bas-Rhin)	Attaque sérieuse.
	10.05.1962	Pépinière de Blinfey (Haute-Marne)	Semis 2-0. 70-80 % de pertes.
	1.04.1964	Forêt de Bizy (Eure)	Plants de 5-6 ans issus de semis. (laricios presque indemnes dans la même forêt).
	7.04.1964	Forêt de Monnaie (Maine-et-Loire)	Semis en pépinière.

Pinus pinaster	24.05.1965	Voré (Eure-et-Loir)	Semis en plein.
	15.04.1966	Remiremont (Vosges)	Semis en pépinière. 100 % de dégâts. Pinus strobus voisins indemnes.
	13.02.1967	Rambouillet (Yvelines)	Jeunes plants. 80 % de pertes.
	1.06.1967	Conches (Eure)	Plants de 3 ans.
	27.02.1959	Forêt de Boudre (Maine-et-Loire)	Semis naturels serrés de 3-6 ans.
	10.02.1961	Les Barres (Loiret)	Semis. Attaque sérieuse.
	8.07.1961	Bordeaux (Gironde)	Sur greffes en serres. Grave.
	31.03.1964	Quimper (Sud-Finistère)	Attaque en liaison avec mauvais enracinement.
	3.02.1965	Cestas (Gironde)	Jeunes pins. Attaque peu grave.
	14.04.1965	Amance (Meurthe-et-Moselle)	Pin âgé. Rare exemplaire ayant résisté aux gelées de 1956 et 1962.
	11.03.1966	Mimizan (Landes)	En liaison avec d'autres parasites (<u>Pissodes notatus</u>).
	10.05.1967	L'Hermitage (Gironde)	Tests de descendance. 3-4 ans. Plants très vigoureux. Attaque avec <u>Nemacylus niveus</u> .
	12.06.1967	Courcelles (Indre-et-Loire)	Semis de 9 ans. En liaison avec une attaque de <u>Cronartium flaccidum</u> .

	11.10.1967	L'Hermitage (Gironde)	Evolution du cas du 10.05.1967. Chute de toutes les aiguilles, sauf celles de un an.
	2.04.1968	Saint-Cyprien (Corse)	Attaque peu grave. Jeunes perchis.
Pinus nigra	24.11.1961	Mur de Sologne (Loir et Cher)	Plants de 2 ans. En liaison avec traitement herbicide.
	1.02.1963	Mercurey (Saône-et-Loire)	Plants de 10 à 20 ans. En liaison avec insectes et conditions édaphiques défavorables.
	9.03.1964	Privas (Ardèche)	Jeunes plants contaminés en pépinière (Calvados)
	1.04.1964	Bizy (Eure)	Peu attaqués. Pin sylvestre voisin très atteint.
	11.06.1964	Lopérec (Sud-Finistère)	Attaque faible sur vieilles aiguilles.
	15.04.1966	Amance (Meurthe-et-Moselle)	En liaison avec <u>Brunchorstia destruens</u>
	3.10.1967	Montreuil-L'Argile (Eure)	Semis. Attaque assez forte.
	10.05.1968	Ussy (Calvados)	Jeunes semis de pépinières. Attaque très forte (90 % des semis perdus). Sur laricio, silvestris et nigricans.

Commentaires du tableau IV.a

A la lecture de ce tableau et quel que soit le relatif petit nombre des cas examinés, on peut noter certains faits.

- Sur le Pin sylvestre, le Rouge cryptogamique s'attaque à des arbres jeunes (exceptionnellement jusqu'à 8 ans), mais le plus souvent en pépinière ou en plantations de 1 à 5 ans. Les semis en plein ou en bandes sont les plus atteints. Géographiquement, la moitié Nord de la France semble avoir le triste privilège du parasitisme du Lophodermium pinastri (pourtant le Pin sylvestre ne manque pas au Sud de la Loire). Il y a incontestablement des années à "Rouge" et des années où il est moins spectaculaire : 1953, 1954, 1956, 1960, 1963. Enfin les dégâts, bien que résultant d'infections estivales, se voient particulièrement au printemps et au début de l'été suivants (voir les dates de récolte).

- Sur les Pins maritimes et du groupe laricio, on note une sensibilité beaucoup moins grande, sauf dans le cas exceptionnel de pépinières très contaminées (USSY).

Les attaques sur ces dernières espèces sont presque toujours liées à des conditions physiologiques ou édaphiques particulières (greffes, sols superficiels ou pauvres) et sont sans commune mesure avec l'importance qu'elles revêtent dans le cas du Pin sylvestre.

A noter que les autres Pins (à cinq feuilles en particulier) ne donnent lieu qu'exceptionnellement à des demandes de renseignements.

44 - Partie expérimentale (HAGUENAU)

Le Rouge cryptogamique des pins joue donc dans certaines conditions un rôle très important ; ses ravages sont spectaculaires ; l'ensemble d'une jeune plantation qui paraissait bien établie peut se trouver pratiquement détruite (80 ou 90 % des arbres disparaissent) et elle doit être renouvelée dans des conditions devenues dangereuses par suite de l'abondance au sol d'aiguilles mortes portant des hystéro-

thécies, qui rendent aléatoire une réussite nouvelle des pins, ainsi que par le recrû des mauvaises herbes concurrentes, par les rejets de feuillus et par des remontées de plan d'eau.

Différents schémas ont été proposés pour figurer le mode d'action du parasite. Celui-ci vit normalement une phase saprophyte sur les aiguilles mortes tombées ou sur les plus vieilles aiguilles encore sur l'arbre. Des circonstances particulières - que nous définirons de façon plus précise au cours de l'étude biologique - font que parfois il envahit les aiguilles de un an et même exceptionnellement celles de l'année. Il nous est apparu illusoire de définir plus de 5 catégories (échelle de 0 à 4) pour estimer le degré d'attaque d'un plant. Si l'on fait intervenir comme REINDL (op. cit. 1967), pour arriver à une différenciation plus fine en 8 catégories, des proportions par quarts du nombre total des aiguilles sur chaque arbre, on doit théoriquement procéder à un comptage, au moins échantillonné, par arbre et s'il y a plus de 100 arbres à estimer, il faut plusieurs mois. Entre temps le nombre de taches évolue (ainsi que nous l'avons noté à plusieurs reprises) et l'augmentation de précision recherchée se traduit par une erreur systématique plus grande, les arbres estimés en dernier étant très différents de ce qu'ils étaient au début des estimations.

Tout en reconnaissant son caractère imparfait, nous avons donc adopté, chaque fois qu'une estimation du degré d'attaque était nécessaire, la même échelle qui a été mise au point à la suite des premières observations phénologiques ; à savoir :

Catégorie	Définition
0	Pas d'attaque. Seules les aiguilles présumées non fonctionnelles (plus de deux ans) si elles existent montrent des traces du <u>Lophodermium</u> .
1	Attaque très faible. Seulement quelques aiguilles de la base et des pseudo-verticilles fonctionnels montrent des taches.

- 2 Attaque faible. Nombreuses aiguilles de la base (plus de deux ans) et seulement quelques aiguilles sur les pousses de l'année précédente montrent des taches.
- 3 Attaque forte. Nombreuses aiguilles des années immédiatement antérieures et même des pousses de l'année montrent des taches.
- 4 Attaque très forte. Pratiquement toutes les aiguilles attaquées et présomption de mort.

Etant donné que l'attaque par le Rouge cryptogamique se traduit toujours, à échéance plus ou moins lointaine, par la chute des aiguilles, nous avons étudié ce phénomène plus en détail, afin de savoir dans quelle mesure et dans quels cas on pouvait l'attribuer au L. pinastri.

Comme on ne peut comparer que des éléments comparables, il nous eût fallu disposer comme élément de référence d'un pin sylvestre idéal, ignorant du L. pinastri et le soumettre à une influence croissante de son parasite.

A HAGUENAU et dans toute l'EUROPE, où le champignon est endémique et se développe dès qu'un peuplement de pins à deux feuilles est installé, il est presque impossible de rencontrer un tel arbre de référence. Nous avons trouvé cette référence par hasard au CANADA, très exactement à DRUMMONDVILLE, entre MONTREAL et QUEBEC, sous la forme de pins sylvestres installés artificiellement dans un peuplement ne comportant comme essences naturelles que le Pinus strobus, les Picea glauca et P. rubens, différents feuillus avec une majorité d'érables. Sur ces pins, nous avons pu compter jusqu'à cinq années d'aiguilles parfaitement vertes et saines sans les taches caractéristiques du Lophodermium et étroitement solidaires du rameau long.

La cause du phénomène n'est pas climatique, car d'autres pins sylvestres, installés au QUEBEC, par exemple à proximité du Laboratoire Fédéral de Recherches Forestières, en mélange avec le Pinus resinosa, pin à deux feuilles naturel porteur du L. pinastri, ne portent

plus, comme en EUROPE, que deux à trois années d'aiguilles.

En EUROPE, dans les meilleures conditions de végétation, en particulier si le sol est profond et régulièrement pourvu en eau, on peut trouver sur les pins des aiguilles de trois ans, exceptionnellement de quatre. Nous rejoignons RACK qui estime que l'on peut considérer comme "saine" sur le plan du Rouge cryptogamique une plantation de pins dont les aiguilles tombent à l'automne de leur quatrième année. Ce n'est pourtant pas une caractéristique de l'espèce puisque notre observation canadienne prouve que les aiguilles peuvent ne tomber que plus tard.

Deux méthodes - expérimentales ou d'observation - différentes ont été employées, en ménageant des possibilités de recoupement, en vue de cerner de plus près le phénomène de décurtation des rameaux courts ou euphylls et de le relier à l'influence du Rouge cryptogamique.

441 - Chute des aiguilles

La méthode la plus simple a consisté à observer pendant plusieurs années consécutives les périodes, l'importance et les modalités du phénomène d'abscission, qui s'apparente d'ailleurs avec celui de la chute des feuilles chez les Angiospermes ligneuses.

4411 - Matériel et méthodes

Pour ce faire, nous nous sommes inspiré de l'important travail de RACK (1963 a), seul chercheur à notre connaissance ayant tenté des dénombrements directs de chute d'aiguilles, en vue d'une étude sur le rôle du L. pinastri. Nous avons donc procédé de 1965 à 1967 à des récoltes hebdomadaires d'aiguilles tombées sur 6 tamis de laiton de 0,5 m², disposés dans une jeune plantation en ligne (parcelle 103 a), âgée de 3 ans au début des observations. Les 6 tamis dont nous disposions ont été dissociés en deux groupes de 3, chaque groupe installé dans deux zones (dites Ouest et Est) de la parcelle. L'une des zones était située à proximité d'un peuplement adulte (Ouest), l'autre bordée par une route. Elles pouvaient donc être différentes sur le plan des contaminations primaires.

Comme dans la majorité des plantations récentes de HAGUENAU, les lignes de plants sont distantes de 1,50 m et les pins se

trouvent à 0,80 m l'un de l'autre sur la ligne. Les 3 tamis sont disposés selon la figure IV.2, un entre deux lignes, un entre deux pins d'une ligne et le troisième en oblique.

La parcelle avait été fortement attaquée par le Rouge cryptogamique en 1963 et 1964 et grâce aux traitements chimiques, s'en était assez bien remise. Le pourcentage des manquants, tribut payé, après l'attaque du Lophodermium ou conjointement, à l'Armillaire et à l'Hylobe, était au début de l'expérience de 10 à 15 %.

Les aiguilles tombées étaient récoltées chaque semaine, triées et comptées, puis stockées dans des tamis fermés du type tamis de meunerie, par groupes correspondant aux dates de chute de deux en deux mois.

(Les mêmes aiguilles ont été ultérieurement étudiées sur le plan du développement des hystérothécies ainsi que pour l'évolution de leur microflore associée : voir chapitre VI § 62).

4412 - Résultats

Les résultats sont exprimés en nombre absolu d'aiguilles totalisé chaque semaine dans chacun des groupes de tamis. On peut ainsi estimer par exemple le nombre d'aiguilles tombées au m² sur la parcelle ou le nombre d'aiguilles tombées par arbre.

	Nombre d'aiguilles tombées au m ²	Nombre d'aiguilles tombées par arbre	Observations
9 mois de 1965	36 491	45 610	8 000 arbres à 1'ha
1966	53 376	73 130	7 400 "
11 mois de 1967	31 044	44 350	7 000 "

Dans chaque lot d'aiguilles récoltées, on peut distinguer trois catégories : les vertes, celles qui portent dès leur chute des hystérothécies et les rouge-brun.

Les aiguilles tombant à l'état vert ont été comptées à

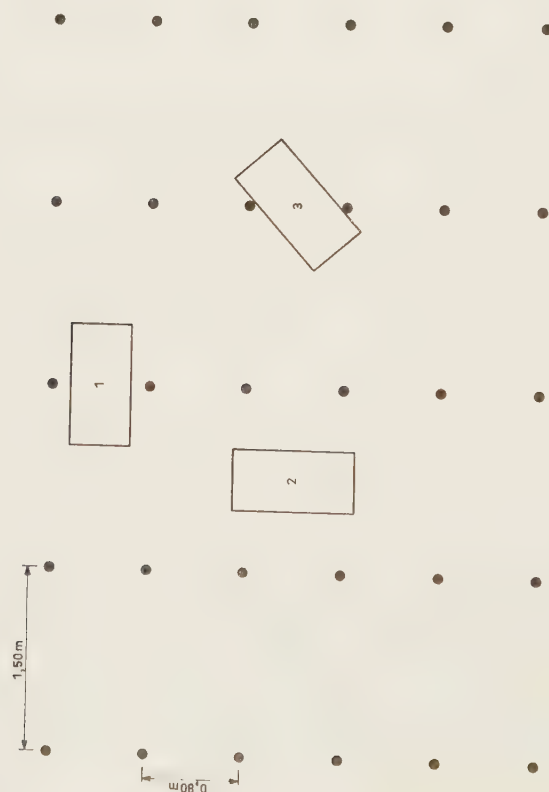


Figure IV 2 POSITION DES TAMIS

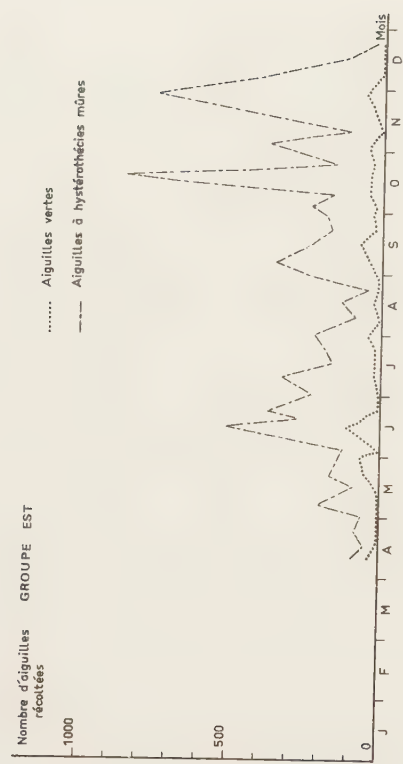


Figure IV 3 RECOLTE 1965

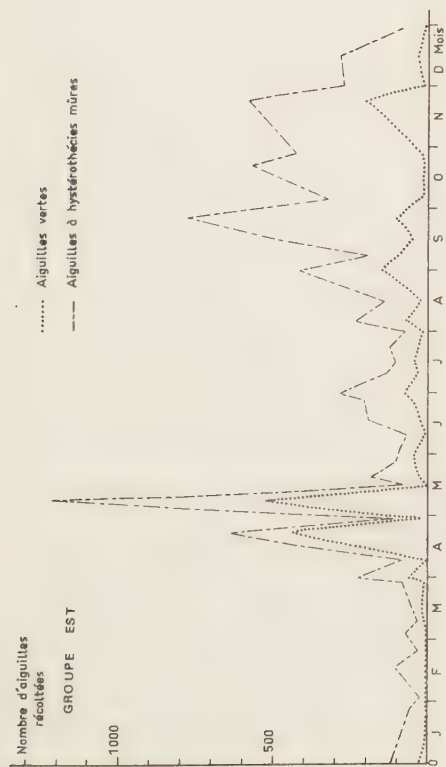


Figure IV 4 RECOLTE 1965

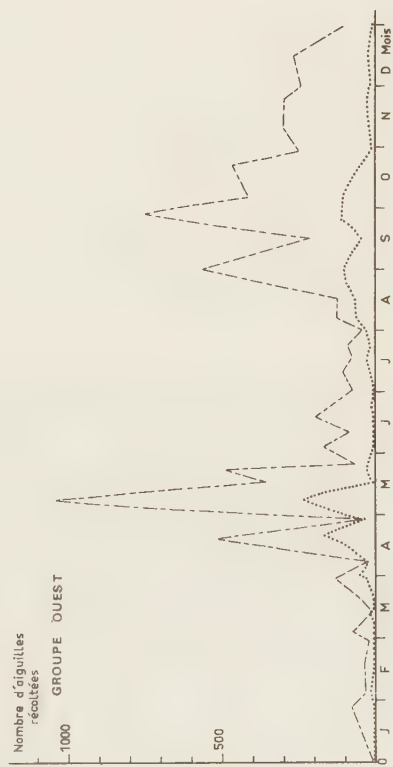


Figure IV 5 RECOLTE 1967



part et n'ont pas été stockées dans les tamis pour études ultérieures. Leur chute est en effet le plus souvent due à des phénomènes parasitaires accidentels (insectes) ou à des causes mécaniques dans lesquelles le Lophodermium n'intervient pas ou ne joue qu'un faible rôle. Leur nombre total dans les récoltes varie d'ailleurs peu d'une année sur l'autre ; il représente en moyenne moins de 10 % du total ramassé ; de plus, il est difficile de trouver une période de chute préférentielle (voir graphiques : figures IV.3.4.5).

Les aiguilles portant dès leur chute des hystérothécies apparentes sont plus intéressantes, par leur nombre qui peut être élevé dans telle ou telle récolte (près de 40 % du total ramassé en septembre 1966 et mars 1967), mais aussi par leur rôle. Elles tombent souvent en deux temps, sous l'action combinée du gel, du vent et du Lophodermium. Elles s'accumulent fréquemment en groupes compacts aux aisselles des pseudovercilles, formant une "litière suspendue" ; on les trouve aussi mêlées aux aiguilles vivantes qui les interceptent au passage. Leurs hystérothécies mûrissent sur l'arbre même, dans de bonnes conditions puisque soustraites à la concurrence des saprophytes du sol ; comme leurs ascospores sont parfaitement aptes à germer dans le courant de l'été et sont disséminées uniquement lorsque l'état hygrométrique est assez élevé, elles bénéficient au départ pour contaminer les aiguilles sur l'arbre de conditions bien meilleures que les ascospores provenant de la litière au sol. Le nombre de celles de ces aiguilles portant des fructifications et qui atteignent le sol est élevé en avril et septembre et elles jouent à coup sûr un rôle important dans la propagation de la maladie.

La fraction de la récolte restant la plus abondante est constituée d'aiguilles soit entièrement rouges, soit déjà porteuses de la forme imparfaite du Lophodermium, le Leptostroma pinastri Desm., soit couvertes de nombreuses taches jaunes, orangées ou brunâtres qui montrent en coupe microscopique les fragments mycéliens présumés appartenant au Lophodermium. L'application de la méthode générale préconisée par LANGNER (1933) permet de lever l'incertitude dans les cas douteux.

Il apparaît nettement que d'une année sur l'autre, ainsi que RACK (1963a) l'avait constaté en Allemagne, l'allure générale des courbes de récolte se reproduit (voir graphiques : figures IV.6, 7, 8). Deux périodes, l'une au printemps et l'autre à l'automne, sont marquées par des chutes importantes d'aiguilles et séparées par deux longues périodes où les récoltes sont très faibles. A noter l'importance particulière d'une chute précoce au printemps, surtout lorsque l'abondance de la forme Leptostroma et même des ébauches d'hystérothécies garnissent les aiguilles ; une maturation rapide dans les premiers mois de l'été aboutira à la formation de très nombreuses hystérothécies fonctionnelles en juillet, août et septembre, c'est-à-dire pendant la période où, comme nous le verrons, le taux de germination des ascospores est très élevé, donc où le risque de contamination est maximum.

On constate, comme dans le cas de la chute des feuilles, une certaine variation selon les années dans les périodes de chute maximum. En 1965, la chute de printemps s'est produite dans la deuxième quinzaine de mai et la première quinzaine de juin ; en 1966, elle a eu lieu un mois plus tôt.

En revanche, on note peu de différence entre les groupes Est et Ouest, ce qui signifie qu'à partir de 3 ou 4 ans, les pins ont leurs aiguilles contaminées essentiellement par les hystérothécies mûrissant sur les aiguilles du peuplement lui-même. Tout au plus peut-on noter dans le cas de la parcelle 103 A une chute d'automne un peu plus importante dans le groupe Ouest, peut-être due uniquement à une chute de printemps plus faible et à un phénomène de compensation.

4413 - Discussion et conclusion partielle

Etant donné que, dans certaines circonstances exceptionnelles, le Pin sylvestre peut porter jusqu'à cinq années d'aiguilles et qu'il n'en porte plus que 2, 3 ou 4 dans les meilleures conditions physiologiques lorsqu'il est en présence du Lophodermium, ce dernier peut être soupçonné comme à l'origine d'une part importante des chutes d'aiguilles. A la limite, lorsque, pour des raisons que nous ne cher-

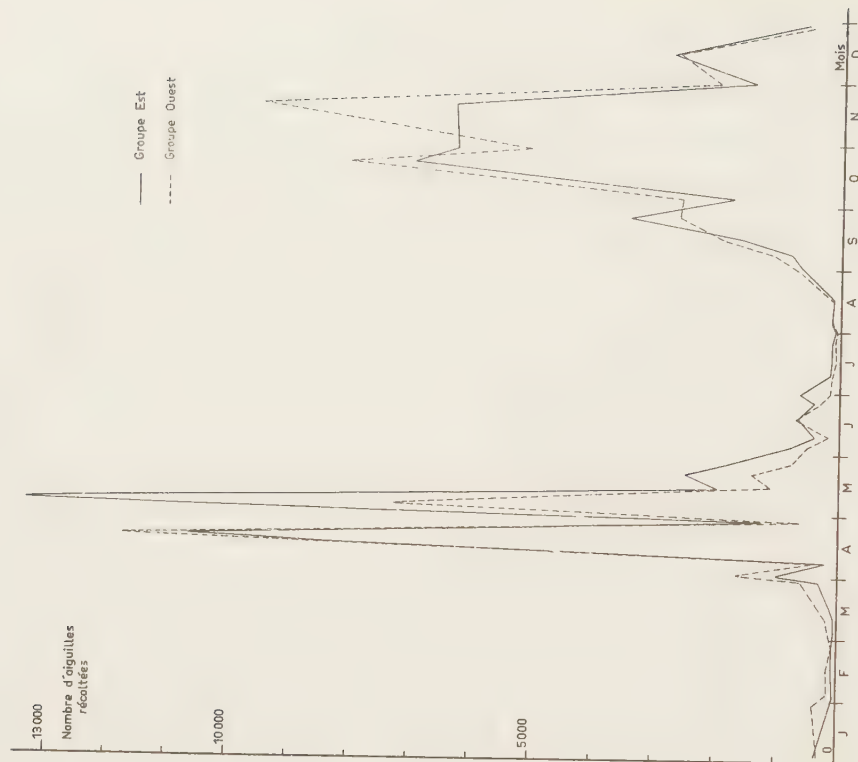


Figure IV 7 RECOLTE 1986 AIGUILLES ROUGES



Figure IV 6 RECOLTE 1985 AIGUILLES ROUGES

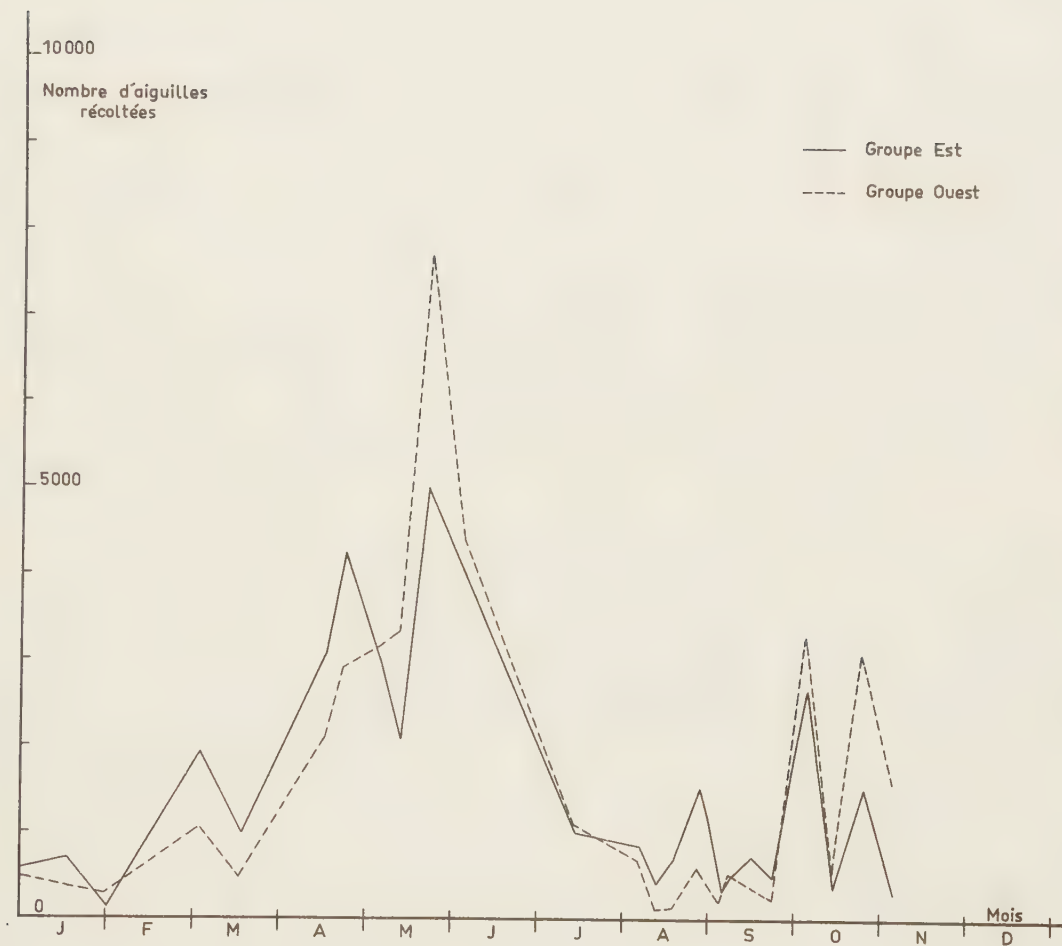


Figure I V 8 RECOLTE 1967 AIGUILLES ROUGES

chons pas pour l'instant à analyser, il envahit toutes les aiguilles du plant, il peut entraîner sa mort. Le plus souvent, il n'en colonisera qu'une partie et même lorsque l'attaque est sérieuse, il restera généralement au pin pour survivre le pinceau de ses aiguilles de l'année.

Nous avons pu montrer que la chute globale se produisait pendant 2 périodes limitées de l'année ; mais comment séparer ce qui est dû au L. pinastri en tant que parasite des jeunes aiguilles de ce qui lui est attribuable en tant que consommateur des aiguilles les plus âgées. En d'autres termes, comment répondre aux deux questions complémentaires fondamentales :

- toutes les aiguilles des pins ont-elles la même importance sur le plan physiologique, ou le L. pinastri s'en prenant aux vieilles aiguilles est-il nocif ?

- quelle est dans une chute globale d'aiguilles la proportion de chaque classe d'âge ?

442 - Défoliation artificielle

Pour répondre à la première question, nous avons entrepris une expérience de défoliation artificielle, l'analyse de la littérature ne nous ayant pas fourni de réponse pour l'espèce Pinus sylvestris à l'âge considéré.

Les travaux de LINZON (1958) ont en effet porté sur le Pin Weymouth à l'âge de 20 ans. Il pratiquait sept modalités de défoliation avec deux répétitions seulement pour chaque traitement. Il aboutissait néanmoins à mettre en évidence des différences intéressantes. En particulier, il montrait que les aiguilles des différents âges étaient utiles à la croissance du Weymouth, mais que les aiguilles âgées de 1 an étaient les plus importantes.

Pour CRAIGHEAD (1940) qui a travaillé sur mélèze et sur pin sylvestre, l'enlèvement complet du feuillage à une époque quelconque de l'année aboutit généralement à la mort de l'arbre. Si l'on enlève uniquement les aiguilles de l'année en cours, on crée des dommages plus graves que ceux causés par l'enlèvement des aiguilles plus âgées.

LARSON (1964) a étudié sur le Pin rouge (Pinus resinosa) l'influence de chaque année de feuillage sur la croissance des entre-nœuds, sur la taille des aiguilles et sur la formation du bois ; il conclut qu'en fin de saison de végétation, les aiguilles de l'année, peu fonctionnelles l'année de leur différenciation, commencent à prendre le relais des aiguilles de l'année précédente.

O'NEIL (1962) conclut dans le cas du Pin gris (Pinus banksiana) que les aiguilles de l'année et celles de un an jouent le rôle principal pour la croissance.

RUTTER (1957), en analysant de façon détaillée les poids relatifs des différentes parties de l'arbre au cours de l'année, accorde aux aiguilles les plus anciennes un rôle de stockage des matières de réserve, utilisées pour l'allongement des parties jeunes de l'arbre en début de saison ; en fin de saison, le rôle des pousses de l'année devient prépondérant.

Nous avons voulu estimer dans quelle mesure ces données assez concordantes de la littérature s'appliquaient au Pin sylvestre à l'âge de 4-5 ans.

4421 - Matériel et méthodes

Dans ce but, nous avons choisi de pratiquer des défoliations selon sept modalités plus un témoin, sur des arbres âgés de 4 ans au début de l'expérience, avec 10 répétitions par traitement.

Chronologie des opérations :

Le 21 mai 1965, une parcelle de la forêt de HAGUENAU (parcelle 44 de 2e série) homogène, où les pins étaient plantés classiquement en lignes à raison de 8 500 à l'hectare, était choisie. 100 arbres ont été sélectionnés et mesurés (hauteur totale et diamètre à 1 mètre). Les mesures ont été soumises à un test d'homogénéité et on a éliminé les 20 arbres dont les mesures, soit de hauteur, soit de diamètre, s'écartaient le plus de la moyenne.

Le 28 mai 1965, on a procédé en une seule fois à l'arrachage de toutes les aiguilles poussées en 1963 et 1964 et le 18 juin 1965, on a enlevé les aiguilles de l'année qui avaient alors atteint leur taille normale.

Le tableau suivant résume les correspondances entre les traitements et les années d'aiguilles enlevées.

Tableau IV.b

Année de croissance du feuillage Traitement	1963	1964	1965	N° des lots
A				Témoin 0
B			+	1
C		+		2
D	+			3
E		+	+	4
F	+		+	5
G	+	+		6
H	+	+	+	7

Le traitement à faire subir aux arbres rencontrés successivement sur les lignes a été déterminé à l'aide d'une table de nombres au hasard.

Au cours de la saison de végétation suivante, soit le 30 août 1966, on a procédé à une nouvelle série de mesures portant sur la hauteur totale atteinte par les plants (H 66) ; par différence avec les données 1965, on obtient la valeur de la pousse 65-66. Les diamètres ont également été mesurés à 1 mètre (D 66) et pour compléter ces mesures, une estimation de la vigueur des arbres a été recherchée par prélèvement sur chaque nouvelle pousse de 10 paires d'aiguilles dont on a mesuré la longueur (L).

Le 18 août 1967, de nouvelles mesures ont été effectuées, afin d'étudier la faculté de rémission après défoliation. Elles portaient également sur la pousse 66-67 et sur le diamètre.

4422 - Résultats

Analyse des caractères H, D et L

Le tableau IV.c donne la moyenne par traitement pour les caractères mesurés.

Etant donné la mortalité considérable qui résulte de

certaines traitements et en particulier de tous ceux qui enlèvent les aiguilles de l'année, l'analyse de variance complète n'a pu être faite qu'en 1967 (tableau IV.d). Elle permet de conclure que pratiquement le fait d'enlever les aiguilles de plus de deux ans est sans effet notable sur la croissance en hauteur et en diamètre du Pin sylvestre. L'enlèvement des années d'aiguilles 1963 donne toujours un estimateur F non significatif.

Les différences observées sur la croissance en longueur, en diamètre et sur la longueur des aiguilles de l'année suivant immédiatement la défoliation sont significativement différentes au seuil de 1 % que l'on enlève les aiguilles de l'année en cours ou celles de l'année précédente.

Sur les arbres qui n'ont pas disparu du fait du traitement, les différences sur la pousse et l'accroissement en diamètre deux ans après le traitement restent significatives au seuil de 1 %.

Analyse de la mortalité

(voir également le tableau IV.d).

Quand on laisse les aiguilles de l'année en cours, la mortalité est toujours très faible. Ce résultat est particulièrement intéressant pour l'étude du Lophodermium, car celui-ci, même en cas d'attaque forte, ne s'en prend qu'exceptionnellement aux aiguilles de l'année en cours. Or dans le groupe G où l'on enlève toutes les aiguilles sauf celles de l'année, on ne constate aucune mortalité après 2 ans, même si ces arbres subissent une réduction de croissance.

La mortalité est forte dès la première année après le traitement, si l'on enlève les aiguilles de l'année en cours. Après 2 ans, de nombreux arbres qui avaient plus ou moins bien résisté mouraient, envahis par des Scolytidae et des saprophytes de rameaux (Cenangium abietis). Les groupes E, F, H disparaissaient dès 1966, le groupe B plutôt la deuxième année.

Tableau IV.c

MOYENNES PAR TRAITEMENTS POUR LES CARACTERES MESURES.

Mesures Traitements	H 65	H 66	P 66	H 67	P 67	D 65	D 66	Diff. 66	D 67	Diff. 67	L
A	180,5	273,8	93,3	312,5	48,7	20,8	39,1	18,3	41,6	3,5	75,8
B	177,0	217,0	40,0	220,9	3,9	19,3	26,9	8,5	27,0	0,1	26,9
C	176,7	258,1	78,7	307,0	48,8	18,8	34,1	15,2	36,6	2,5	72,5
D	174,6	267,8	93,2	311,5	43,7	20,7	38,1	17,3	43,2	5,1	73,4
E	178,1	215,1	37,0	215,1	0	19,8	24,8	4,9	24,8	0	0
F	178,3	220,8	42,5	229,5	8,7	19,7	30,4	10,7	30,6	0,2	30,5
G	173,8	229,4	58,6	293,0	47,3	19,2	33,7	14,5	37,4	3,4	63,4
H	182,0	228,4	46,4	219,1	0	20,5	25,3	4,7	23,0	0	8,1

Tableau IV.d

TABLEAU D'ANALYSE DE VARIANCE

++ différence significative
au seuil de 1 %.

Caractère H 66

Origine de la variation	Carré moyen	d 1	F
1963	387.20	1	1.43 NS
1964	2928.20	1	10.85 ++
1965	27306.05	1	101.20 ++
Traitements	5708.49	7	21.15 ++
Erreur	269.80	72	

Caractère P 66

1963	86.11	1	0.35 NS
1964	2916.11	1	12.00 ++
1965	31165.51	1	128.24 ++
Traitements	5673.18	7	23.34 ++
Erreur	243.02	72	

Caractère Diff.66 (accroissement du diamètre à
1 mètre)

1963	6.61	1	0.21 NS
1964	382.81	1	12.47 ++
1965	1852.81	1	60.33 ++
Traitements	323.74	7	10.54 ++
Erreur	30.71	72	

Caractère L (Longueur des aiguilles pousse 1966)

1963	1.01	1	.0 NS
1964	4666.51	1	16.22 ++
1965	59459.51	1	206.61 ++
Traitements	9507.76	7	33.04 ++
Erreur	2. . .	72	

Tableau IV. d
(suite)

Caractère mortalité
Transformation par Arc sin Vn

Origine de la variation	Carré moyen	d 1	F
1964	20592.15	1	15.11 ++
1965	47419.06	1	34.30 ++
Erreur	1362.64	4	

Caractère H 67

1963	192.39	1	0.4732 NS
1964	3150.00	1	7.8292 ++
1965	152600.40	1	379.2812 ++
Erreur	402.34	72	

Caractère P 67

1963	4.05	1	0.0209 NS
1964	96.30	1	0.5000 NS
1965	38720.00	1	199.9897 ++
Erreur	193.61	72	

Caractère D 67

1963	22.05	1	0.6268 NS
1964	530.45	1	15.0782 ++
1965	3564.45	1	101.3190 ++
Erreur	26.45	72	

4423 - Discussion et conclusion

Parmi les méthodes qui ont été employées pour simuler les attaques parasitaires sur aiguilles, aucune ne reproduit exactement le traumatisme réellement causé. Un insecte pique l'aiguille par exemple, se nourrit de sa substance et diffuse parfois des toxines. Il est très rare qu'il arrache tout le rameau court ; de même un champignon, comme le L. pinastri, attaque progressivement en s'en prenant d'abord aux aiguilles les plus vieilles ; puis, en cas d'épidémie, il colonisera les aiguilles jusqu'à 1 an. Il imite pratiquement les modalités expérimentales D dans les cas les moins sérieux et G dans les circonstances les plus graves.

La méthode utilisée par LARSON (1964) qui consiste à recouvrir les aiguilles d'une certaine année à l'aide d'un tissu opaque n'est pas traumatisante et physiologiquement très intéressante. Elle a l'inconvénient de ne pas rendre compte de l'effet de suppression des aiguilles ; car même enfermées à l'ombre, elles peuvent mettre en circuit leurs réserves et fonctionner au ralenti ainsi que l'a très bien montré RUTTER (1957).

La méthode employée par CRAIGHEAD (1940) par pulvérisation d'arseniate de sodium aboutit à des effets comparables à l'arrachement, mais aux dires mêmes de l'auteur, l'effet de l'arseniate sur les rameaux et les bourgeons n'est pas négligeable.

L'arrachage mécanique de LINZON (1958), que nous avons également pratiqué, a le grave inconvénient de blesser les rameaux longs, car nous arrachons les aiguilles deux par deux, donc tout le rameau court étroitement solidaire du rameau long. Les précautions que nous avons prises, à savoir d'enlever les aiguilles en les tirant vers les bourgeons terminaux, n'empêchent pas que les effets sont certainement plus graves que ceux d'un champignon comme le Lophodermium, qui cause un dépérissement progressif. Les traumatismes causés aux rameaux longs attirant les insectes par les exsudations de sève qu'ils entraînent, la concurrence entre pins intacts sur les lignes voisinant nos pins en expérience font que les mortalités deviennent rapidement très

élevées dans une telle expérience et nuisent aux interprétations statistiques.

Malgré ces inconvénients, nous confirmons dans le cas du Pin sylvestre entre 4 et 5 ans, le principal résultat obtenu par O'NEIL (1962) sur le Pinus banksiana, à savoir le rôle physiologiquement fondamental joué par les aiguilles de l'année et par celles de l'année précédente. Les plus anciennes jouent normalement un rôle très faible et leur perte au profit du L. pinastri peut pratiquement être négligée.

Chapitre V - BIOLOGIE DU *LOPHODERMIIUM PINASTRI*

Les études morphologiques du chapitre III portant sur les stades successifs de la vie du parasite nous ont apporté quelques indications sur le mode de développement, sans entrer dans les détails essentiels, concernant les modalités de l'infection, la manière dont les apothécies colonisent l'aiguille, les processus et l'époque de la maturation, de l'évacuation et de la dissémination des spores. Ces différents points font l'objet du présent chapitre.

51 - L'infection

511 - Analyse de la littérature

L'une des constatations les plus surprenantes que l'on puisse faire à la lecture des travaux consacrés au pouvoir pathogène du Lophodermium pinastri est que les partisans du caractère infectieux de l'agent sont aussi convaincus que les partisans de sa relative inocuité.

Parmi les premiers, on peut citer von TUBEUF (1901, 1913), HAACK (1911), RACK (1963 a), SCHÜTT (1964 c, 1967) qui ont expérimenté en EUROPE. En AMERIQUE, BANFIELD (1962) a obtenu expérimentalement l'infection sur le Pinus strobus, en travaillant en chambre humide avec une

suspension d'ascospores.

En revanche, les échecs de DARKER (1932), de BOYCE (1951) et de STAMBAUGH (1952) ont conduit ces auteurs à conclure que le pouvoir infectieux du champignon était négligeable.

Les expériences de CHIBA (1967), menées au JAPON sur différents Pins, indigènes et introduits, l'amènent à des conclusions plus nuancées. Les infections artificielles réussissent dans certains cas, en particulier sur les pins affaiblis pour d'autres causes, mal alimentés en eau, avec toutefois une sensibilité différente selon les espèces de Pins en cause.

LINZON (1968), qui fait porter ses recherches sur les causes de la brûlure printannière du Pin Weymouth - maladie d'origine vraisemblablement physiologique -, conclut que les fongicides empêchent l'envahissement des tissus nécrosés par les champignons saprophytes, au rang desquels il inscrit les Lophodermium spp.

Nous comprendrons mieux, après les études biologiques détaillées sur la maturation des spores, l'origine de certains des échecs enregistrés.

Qu'il nous suffise pour l'instant de constater que l'infection réussit fort bien dans la nature et qu'il est étonnant qu'elle puisse être mise en doute, puisqu'on peut trouver sur des aiguilles vertes des ascospores en germination, des taches jaunes à violacées quelques semaines plus tard, suivies par l'apparition des fructifications du Lep-tostroma, identiques à celles obtenues par inoculation artificielle de mycélium et même, exceptionnellement, des hystérothécies parfaitement formées et fonctionnelles sur des plages brunes d'aiguilles dont le reste est vert.

512 - Partie expérimentale

Nous nous sommes efforcé de reproduire ce qui se passe dans la nature, en contrôlant autant que possible les conditions des essais, et sans trop dénaturer les modalités normales de l'infection.

Après divers essais, deux types d'inoculations ont été conservés, leurs qualités et défauts respectifs figurant dans la discussion :

- D'une part une méthode très proche de celle utilisée par LINZON (op. cit. 1968) dans le cas du Pin Weymouth, consistant à enfermer dans un sac plastique, immobilisé et clos par un bracelet élastique, un rameau complet de pin portant des aiguilles de 1 et 2 ans ainsi que des aiguilles contaminantes. Celles-ci portent des hystérothécies mûres, récemment formées, projetant aisément leurs spores. Les essais sont conduits dans la période d'août à octobre.

- D'autre part, pendant la même période, nous avons disposé, après les avoir stérilisées superficiellement au chlorure de mercure à 1 % puis rincées, des aiguilles vertes de différents âges, sur de la gélose au malt, dans des boîtes de Pétri mises en chambre humide ; nous avons soumis ces aiguilles vertes à l'aspersion par des ascospores projetées à partir d'hystérothécies mûres, selon la méthode mise au point pour les études de germination (cf. § 531 et figure V.1).

La première méthode a été employée en 1965, 1967 et 1968 à HAGUENAU sur le Pinus silvestris, en 1967 à Haguenau sur le Pinus strobus et en 1966 à Québec sur le Pinus silvestris et le Pinus resinosa. Les témoins étaient constitués par des rameaux entourés de sacs plastiques, sans aiguilles contaminantes.

La deuxième méthode a été appliquée au laboratoire en 1965, 1967, 1968 et 1969, des aiguilles vertes stérilisées maintenues sur gélose, sans exposition aux dépôts d'ascospores, servant de témoins.

5 à 7 répétitions étaient pratiquées pour chaque modalité expérimentale.

Différentes méthodes ont été employées pour observer le développement des ascospores in situ. Nous avons tenté d'abord des coupes tangentielles très fines, puisque la présence chez le Pin sylvestre d'un hypoderme solidaire de l'épiderme rend inapplicables les procédés classiques de décollement d'épiderme. Nous avons également utilisé des procédés de marquage des spores à l'aide de produits fluorescents^o (DARKEN 1961). Malheureusement la présence de la gaine mucilagineuse rend l'ascospore du Lophodermium peu réceptive au marqueur fluorescent et rend l'observation douteuse. Deux méthodes ont en revanche des résultats intéressants : d'une part le procédé des empreintes, consistant à étaler sur l'aiguille puis à reprendre entre lame et lamelle un film de collodion, d'autre part l'observation directe à l'aide d'un microscope à objectifs épiscopiques, du type utilisé en minéralogie.

^o Nous avons utilisé le sel disodique de l'acide 4, 4'-bis (4-anilino-6-bis (2-hydroxyméthyl) amino-S-triazine-2-ylamino)-2-2' stilbène disulfonique, qui nous a été aimablement fourni par l'American Cyanamid Company. Nous tenons à l'en remercier.

513 - Résultats

5131 - Les résultats obtenus par la méthode des sacs plastiques ont été voisins dans chaque cas, quelle que soit l'année, quelle que soit l'espèce en cause, à condition de respecter les conditions essentielles : époque de l'année et maturité des hystérothécies.

Après 3 semaines à 1 mois, une proportion élevée des aiguilles des années précédentes, à l'exclusion de celles de l'année en cours, se couvrent de taches jaunâtres, parfois certaines aiguilles jaunissent dans leur ensemble ; après 5 semaines, elles se couvrent, pour les plus atteintes d'entre elles, des griffures noires caractéristiques de la forme imparfaite Leptostroma.

Si l'on maintient durant la fin de l'été les rameaux enfermés dans des sacs plastiques, ils se nécrosent et brunissent dans leur ensemble, aussi bien les rameaux contaminés que les témoins, rendant toute interprétation impossible.

Si les sacs sont enlevés après 5 semaines et les rameaux observés l'année suivante, il apparaît que les hystérothécies sont plus abondantes sur les rameaux contaminés artificiellement, mais elles existent également sur les rameaux témoins, par suite des contaminations naturelles.

Les résultats chiffrés les plus probants obtenus par cette première méthode proviennent d'un essai effectué en 1966 sur le Pinus resinosa au Laboratoire Fédéral de Recherches Forestières de Québec, dans le but initial de prouver les possibilités d'infection par le Lophodermium pinastri, à condition que l'état hygrométrique soit maintenu constamment élevé pendant le temps de contamination.

Des plants ont été choisis avec leurs aiguilles de l'année en cours et des deux années précédentes entièrement vertes et sans attaque apparente. L'ensachage des rameaux a été réalisé le 14 juillet et les dernières observations le 24.8.1966, soit un peu plus de 5 semaines plus tard.

Tableau V.a

Catégories selon notation :

Aiguilles entièrement vertes	0
Aiguilles vertes à taches jaunes	1
Aiguilles jaunes à brunâtres	2
Présence du <u>Leptostroma</u>	3

Proportion de chaque catégorie d'aiguilles selon leur âge				
	0	1	2	3
Année 1964	9 %	71 %	4 %	16 %
Année 1965	23 %	52 %	20 %	5 %
Année 1966	100 %	-	-	-
Témoins	100 %	-	-	-

Des résultats comparables ont été obtenus à HAGUENAU sur le Pinus silvestris, à cette différence près qu'il est pratiquement impossible de trouver des pins ayant plus de deux années d'aiguilles non contaminées.

Sur le Pin Weymouth à HAGUENAU, les résultats sont beaucoup moins nets, mais on note la même tendance à n'obtenir des contaminations que sur les aiguilles les plus anciennes, et, phénomène plus inexplicable, avec apparition l'année suivante des hystérothécies, de préférence à la base des aiguilles atteintes.

5132 - La méthode des projections au laboratoire a fourni des indications complémentaires précieuses, malgré tous ses inconvénients, qui seront discutés plus loin.

Les projections d'ascospores se répartissant entre les surfaces d'aiguilles vertes et la gélose sous-jacente, le test du pouvoir germinatif des spores est immédiat.

Si les ascospores sont déposées sur des aiguilles vertes de l'année en cours, une proportion infime (moins de 5 %) d'entre elles germe, alors que les taux de germination sur gélose peuvent atteindre 80 à 90 %.

Si les projections sont faites sur aiguilles de plus de un an, 20 à 40 % des spores germent, émettent un court tube germinatif, qui s'immobilise rapidement sous la forme d'un petit bouton ovale au voisinage d'un stomate. Les germinations ne sont jamais aussi abondantes que sur gélose au malt, même si l'ensemble est maintenu à 100 % d'état hygrométrique.

Les germinations se produisent également sur les aiguilles de Pin Weymouth de plus de un an, mais les lignes de stomates (5 à 6 réparties aux faces concaves internes de l'aiguille, triangulaire en coupe) étant beaucoup moins nombreuses que celles de l'aiguille du Pin sylvestre (20 à 25 lignes réparties sur les deux faces, convexe et plate), les chances de réussite des infections sont réduites d'autant.

514 - Discussion

Ces considérations, bien que très fragmentaires, concernant les stomates, permettent d'amorcer la discussion.

Il est possible que la plus grande inertie des mouvements stomatiques chez les aiguilles vieilles, maintenant ouvertes plus longtemps les cavités, les contaminations antérieures détruisant les mécanismes de fermeture, aient pour conséquence des infections totalisées qui entraînent la chute des aiguilles (RACK 1959 a). SLATYER (1967, p. 249 et suiv.) a analysé les causes, encore imparfaitement connues, des mouvements stomatiques et de leurs perturbations. S'il semble bien que la concentration en CO_2 des espaces intercellulaires joue un rôle fondamental, à savoir qu'une concentration faible favorise l'ouverture, les effets de la lumière intense de l'été, qui ouvre les stomates, se combinent avec ceux de la température et des déficits en eau des plantes pour accréditer l'ancienne théorie du flétrissement de von TUBEUF (1901). Celui-ci a noté qu'un pin flétri - par une attaque d'Armillaire par exemple - était rapidement colonisé par le Lophodermium pinastri.

Tous ces facteurs sont d'ailleurs liés entre eux, la température et l'intensité lumineuse, auxquelles s'ajoute l'âge physiologique des aiguilles, influant sur la concentration interne en CO_2 . Un fait certain est que les aiguilles détachées, utilisées pour recevoir les ascospores, ont leurs stomates qui se ferment rapidement sous l'effet d'une perte de turgescence des cellules-gardes des stomates et des cellules voisines (SLATYER op. cit. 1967, p. 255) ce qui rend incertain leur usage expérimental.

La méthode plus naturelle de projection d'ascospores à l'intérieur d'un sac plastique, où l'état hygrométrique est maintenu élevé, n'est pas exempte de critiques ; car les contaminations naturelles ont pu précéder la phase expérimentale et fausser ainsi les résultats.

Les conditions nécessaires à l'infection peuvent toutefois être définies : présence d'un inoculum sous forme d'ascospores viables, état hygrométrique favorisant les germinations, hôte sensible, portes d'entrée stomatiques ou par blessure de l'aiguille.

Avant de voir plus en détail les deux premières conditions qui expliquent d'ailleurs les échecs de BOYCE et de DARKER (dates d'inoculations mal choisies, aiguilles de l'année en cours), nous allons soulever un point de détail curieux concernant la répartition des hystérothécies dans les différentes portions des aiguilles.

52 - Répartition des hystérothécies sur l'aiguille

Nous avons noté dans le paragraphe précédent que les hystérothécies du L. pinastri s'établissent de préférence à la base des aiguilles du Pinus strobus. RACK (1963 a, 70, 5, p. 258) a fait une étude des fréquences d'apothécies, selon les différentes parties des aiguilles du pin sylvestre, en distinguant les faces convexe et concave (presque plane), ainsi que les moitiés distale et basale. Il a montré des différences sans les expliquer.

521 - Partie expérimentale

Deux groupes de 100 aiguilles chacun ont été sélectionnés au hasard dans deux récoltes d'aiguilles d'octobre 1965. Nous avons compté :

toutes les apothécies mûres en les répartissant selon les quatre parties de chaque aiguille : moitié proximale MP, moitié distale MD, face convexe externe FE et face concave interne FI.

Il a été procédé ensuite à une analyse de variance factorielle en retenant les facteurs A (position), B (face) et C (date), ainsi que l'éventuelle interaction A x B.

522 - Résultats

Le tableau des moyennes et de la variance s'établit comme suit :

Tableau V.b

Dates	Code modèle	Moyennes	Variance
7.10.65	M P F I	0,48	1,30
	M P F E	3,18	12,13
	M D F I	1,04	2,75
	M D F E	3,76	12,53
22.10.65	M P F I	0,32	0,79
	M P F E	1,90	7,73
	M D F I	0,93	3,28
	M D F E	1,73	4,46

Ce qui signifie qu'il y a en moyenne pour la moitié basale, face externe, par exemple au 7.10.65 : 3,18 apothécies.

La variable transformée en $\sqrt{x}$ a permis de procéder à l'analyse de variance suivante :

Tableau V. c

Origine de la variation	Somme des carrés	d.l.	Carré moyen	F
C (entre les dates)	26,17	1	26,17	35,36°°
A (position)	9,30	1	9,30	12,57°°
B (face)	131,46	1	131,46	177,65°°
A x B	1,89	1	1,89	2,55 NS
Erreur	591,21	795	0,74	
Total	760,03	799		

Ceci signifie qu'il y a des différences significatives au seuil de 1 % (°°) entre les deux niveaux des trois facteurs principaux : date, position et face, mais pas d'interaction entre les deux derniers facteurs. En bref, le nombre des apothécies est significativement différent, selon les dates des observations, ainsi que selon les parties des aiguilles considérées.

523 - Discussion

Une explication peut être avancée, au moins pour expliquer les différences entre les faces des aiguilles, même si l'on tient compte de leur surface relative, puisque les chiffres des faces internes concaves ont été multipliés par le facteur 1,5 pour corriger l'effet de leur surface plus faible.

Nous avons étudié sur des aiguilles du même lot l'influence de la lumière sur la vitesse de formation des apothécies. L'expérience simple a consisté à séparer les deux aiguilles de 100 rameaux courts (euphylls) portant un grand nombre de fructifications imparfaites (Leptos-troma), constituant ainsi deux lots statistiquement identiques.

Le premier lot a été déposé dans des boîtes de Pétri et placé dans une étuve à température et hygrométrie fixées (jour 23°, nuit 10°, état hygrométrique 60 %). L'alternance jour-nuit de 8h00 à 22h00

éclairait ce premier lot avec une intensité lumineuse de 15000 lux.

Le second lot était placé dans des conditions identiques en tous points, à l'exception de l'influence de la lumière dont il était soustrait en entourant les boîtes de Pétri par un papier filtre opaque.

Après deux mois, les aiguilles exposées à la lumière portaient en moyenne 2,41 apothécies par aiguille et les aiguilles laissées à l'ombre 0,92 apothécies.

Si l'on remettait l'ensemble des aiguilles à la lumière, 23 jours plus tard, la moyenne des apothécies pour le premier lot était passé à 2,64 et pour le second à 1,42.

L'influence de la lumière est incontestable et peut expliquer le nombre plus important des hystérothécies aux faces externes des aiguilles. Mais elle n'explique pas les différences constatées entre les moitiés distales et basales. Il est possible que ces différences proviennent de conditions variables dans la nutrition des ébauches de fructifications, ce qui peut être corroboré par l'observation du petit nombre d'hystérothécies arrivant à maturité sur les minces aiguilles du Pinus strobus.

53 - Etude des spores

531 - Introduction

Ce point particulier de la biologie du L. pinastri a fait l'objet d'un article récent (LANIER 1968 b). Nous nous bornerons donc à le résumer ici en rappelant les méthodes employées, les principaux résultats obtenus ainsi que la discussion des connaissances acquises.

Les spores du L. pinastri présentent des caractéristiques qui permettent de les classer dans le groupe des Xénospores, selon la nomenclature de GREGORY (1966) : chaque spore est formée d'une fraction délimitée du thalle, spécialisée dans la dispersion depuis le lieu d'origine. La cloison est mince, la survie limitée et elle germe bien lorsque les conditions lui sont favorables. L'originalité des spores du L. pinastri réside dans leur forme effilée, dans la gaine mucilagineuse qui revêt leur paroi et dans les variations considérables du taux et des formes de

la germination selon des conditions à la fois intrinsèques et externes.

Nous nous proposons d'analyser ici certains points de cette biologie particulière.

532 - Matériel et méthodes

La technique de projection, qui permet d'obtenir artificiellement des ascospores dans des conditions très proches de celles de la nature, est inspirée des travaux de HAACK (1911), de von TUBEUF (1913) repris plus récemment par LANGNER (1933) et SCHÜTT (1964 c).

Elle consiste à fixer au couvercle de boîtes de Pétri des aiguilles préalablement humectées et portant des hystérothécies mûres (figure V.1). Après quelques heures, les spores sont libérées et peuvent être observées par transparence à la surface du milieu gélosé. Les germinations sont étudiées dans des conditions de température ou d'humidité (figure V.2) déterminées.

533 - Principaux résultats

Nous avons considéré comme germée toute spore dont le tube germinatif dépassait 100-120 microns, longueur moyenne des spores.

5331 - Variations du taux de germination

+ Avec la température

La figure V.3 exprime les résultats obtenus : l'optimum se situe vers 20°, c'est-à-dire à une température fréquemment observée aux époques de dissémination (juillet à octobre). Les germinations sont en revanche peu actives en dessous de 10° et au dessus de 30°.

+ Avec l'état hygrométrique

Un dispositif spécial (figure V.2) a été imaginé pour faire varier par paliers l'état hygrométrique.

Le tableau V.d résume les résultats obtenus.



DISPOSITIFS UTILISES POUR L'ETUDE
GERMINATIONS D'ASCOSPORES - TYPE
INFLUENCE DE LA TEMPERATURE



TYPES DE GERMINATIONS



Figure V 4 EFFET DE LA TEMPERATURE SUR LES GERMINATIONS

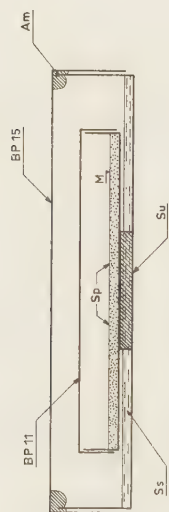


Figure V 2 DISPOSITIF UTILISE POUR L'ETUDE DE L'INFLUENCE
DE L'ETAT HYGROMETRIQUE SUR LES GERMINATIONS

Tableau V. d

Solution saturée utilisée	Degré hygrométrique en % à 25°	Projections de spores		Taux de germination (%) après :					Observations
		a°	b°	24h	48h	4 j	8 j	15 j	
1	2	3	4	5	6	7	8	9	
	95	80	6	0,5	30	95	98	°	°Contaminations par bactéries et levures.
	82	39	17		25	20	90	°	id.
	78	40	17		17,5	35	35	85	Longueur des tubes germinatifs stabi- lisée et plus fai- ble que dans les deux premiers cas.
0,3	67	23	16		22,1	66	66	66°	°° Pas de lyse bactérienne.
0,3) ₂ , 4H ₂ O	50	23	46		5	60	60	60	Tubes germinatifs grêles.
0,6H ₂ O	35	15	22		0	0	0	0	
OOK	20	33	85		0	2	2	2 à 3	Tubes très grêles.

Les résultats des colonnes 3 à 9 correspondent aux moyennes de 5 répétitions.

a) On compte le nombre de spores projetées après 24 heures sur une surface constante. Echantillonnage pratique sur le dixième de la surface des boîtes de Pétri.

b) Après 24 heures, on place certaines boîtes de Pétri dans une atmosphère saturée d'eau. Après 48 heures, on procède au même échantillonnage que précédemment.

Ces essais montrent que l'on a un taux de germination encore élevé à 50 % d'état hygrométrique, alors qu'en dessous de cette valeur les germinations sont exceptionnelles.

+ Selon l'époque de l'année

Au cours des années 1965, 1966 et 1967, nous avons prélevé sur les récoltes d'aiguilles faites en parcelle 103 A (cf. chap. IV) des aiguilles portant des hystérothécies bien développées ; nous avons provoqué la projection des spores et étudié leur pouvoir germinatif selon la méthode désormais classique.

En accord avec certains résultats obtenus par RACK (1963), nous constatons à HAGUENAU chaque année une brusque augmentation du pouvoir germinatif qui se situe vers la mi-juillet.

5332 - Types de germination

La figure V.4 et la planche V.1 (F, G et H) présentent les différents types de germination que l'on peut rencontrer selon - semble-t-il - l'origine des spores, l'époque de l'année et les conditions externes.

On peut distinguer trois types de germination :

- 1 - spore à plusieurs tubes germinatifs fins ;
- 2 - spore à ampoule réfringente ;
- 3 - spore à germinations avortées, "en marteau" (SCHÜTT 1960).

Les trois types de germination peuvent être trouvés sur la même projection, mais si l'on s'adresse à des hystérothécies qui viennent de terminer leur développement, pendant la période de juillet à octobre, on relèvera 80 % de spores de type 1, 15 % de type 2 et 5 % seulement de spores dont la germination s'arrête.

Le type 3 atteint plus de 90 % sur des ascospores projetées à partir de vieilles hystérothécies provenant d'aiguilles ayant passé l'hiver au sol, et en particulier durant la période d'avril à juillet.

534 - Discussion - Conclusion partielle

Les résultats montrent que si l'on s'adresse à un même type de spores, température et état hygrométrique jouent un rôle fondamental dans la germination des ascospores du L. pinastri.



Planche V.1 - Morphologie

A - B Fructifications

Forme imparfaite Leptostroma 1a

Forme parfaite : hystérothécies

A - jeunes, à peine ouvertes

B - à complète maturité

Noter les lignes de stomates 1s

C Etude de l'asque mûr (x 1100. Contraste
immersion)

Les ascospores (asc.) se pressent au
sommet de l'asque (asq.)

D Etude de paraphyses (x 1100. Contraste
immersion)

La septation (s) est nette.

E Ascospore fortement grossie

Noter l'arrondi (a) d'une extrémité
et l'effilé de l'autre (e)

F Germinations d'ascospores

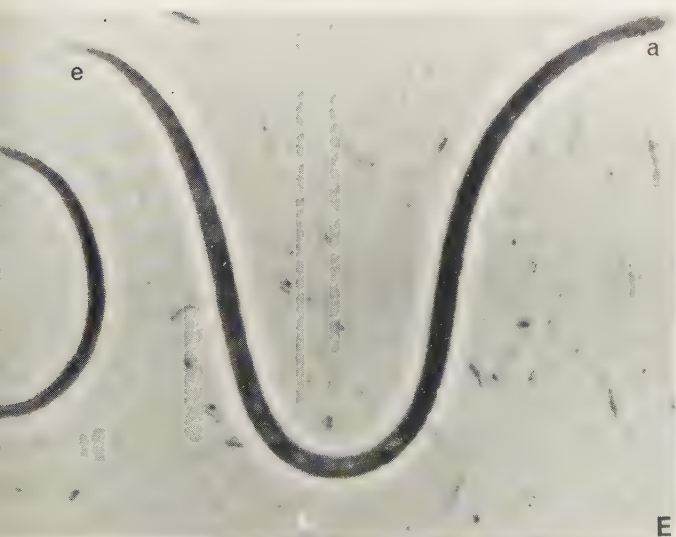
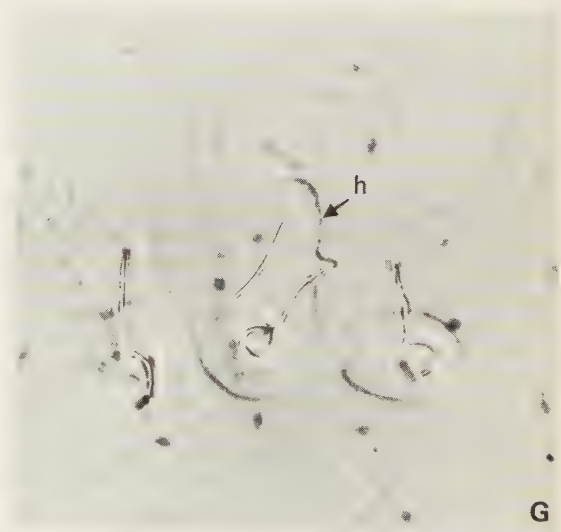
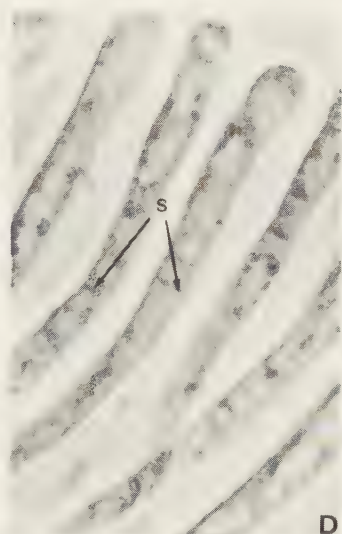
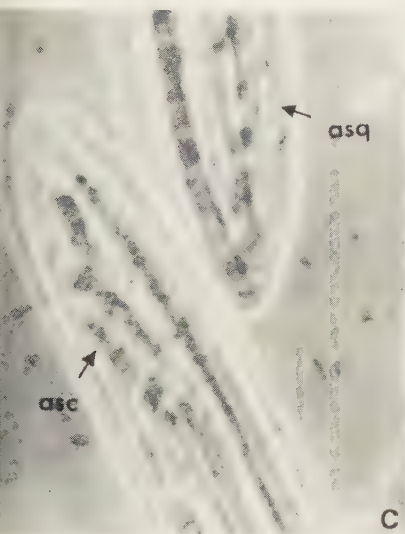
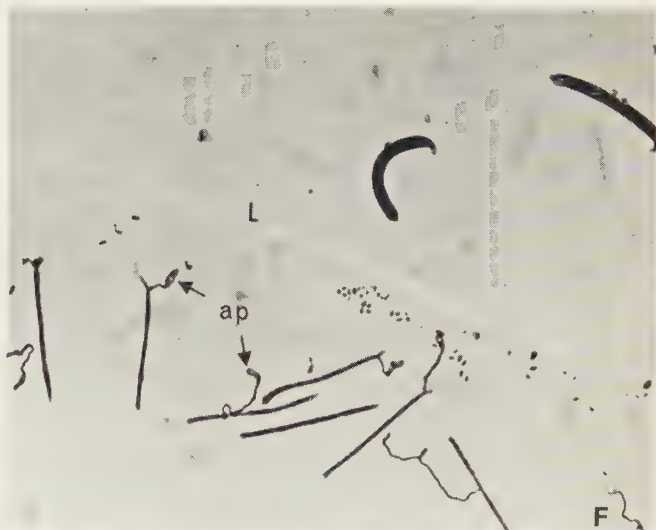
Séparées par la ligne L, ascospores à
peine germées sur la gélose en haut.
Germinations avancées avec appresso-
rias (ap.) dans un film d'eau en bas.

G Germinations après 18 heures

Noter le halo (h) autour de la spore
en germination.

F Germinations avancées après 3 jours

En (a), germination avortée.



Si la température peut varier de 15 à 25° en permettant un taux de germination de plus de 40 %, elle peut être un facteur limitant dans les zones froides et expliquer la faible importance du L. pinastri en haute montagne et dans les pays très septentrionaux. Il en est de même dans les zones constamment chaudes et le L. pinastri n'est pas un parasite sérieux sur les pins à deux feuilles des régions intertropicales.

Là où les températures estivales sont moyennes et assurent une bonne germination, l'état hygrométrique est le facteur limitant le plus net. Ainsi nous avons pu montrer au Québec que l'on pouvait aisément obtenir des infections comme en Europe, à condition d'enfermer des aiguilles portant des hystérothécies mûres dans des sacs plastiques humides entourant des rameaux entiers, alors que des rameaux témoins restaient sains. Ceci montre que le pouvoir pathogène du L. pinastri est étroitement lié aux conditions de l'hygrométrie. Des relevés météorologiques nous ont révélé qu'au Québec les périodes de plus de 48 heures pendant lesquelles le degré hygrométrique restait supérieur à 66 % (limite du tableau V.d, pour avoir des tubes germinatifs vigoureux), étaient très rares dans le courant de l'été. Ainsi les ascospores projetées ne trouvent qu'exceptionnellement les conditions nécessaires pour réaliser l'infection.

Un autre facteur limitant très important, difficile à étudier quantitativement, est l'oxygène. Les spores ne germent pas en condition anaérobie, en suspension dans l'eau par exemple, au contraire elles y sont rapidement lysées, en 24 heures d'après les observations de SCHÜTT (1967), en 36 heures d'après nos observations. Elles germent très mal sur milieu sec, sur lame de microscope par exemple ou sur des aiguilles de pins non humectées. Ainsi BOYCE Jr (1951) a obtenu des pourcentages de germination très faibles (moins de 6,5 %) même en atmosphère voisine de la saturation. La germination la plus rapide est obtenue (planche V.1, F) sur support recouvert d'une mince couche liquide.

Le phénomène est lié au rôle très important de la gaine mucilagineuse qui entoure la spore. Pressée à la sortie de l'asque, la gaine perd de son eau, continue à se dessécher au cours du vol de la spore, ce qui contribue à alléger cette dernière ; la gaine aide ensuite à sa fixation sur le support et si celui-ci est humide, elle gonfle à

nouveau comme une éponge ainsi que le montrent les halos entourant les spores viables en germination (planche V.1, G). Il est probable qu'elle fournit à la spore des substances enzymatiques accélérant la germination, étant donné que si la gaine est lésée mécaniquement, la spore ne germe plus ; si elle reste sèche (planche V.1, F, en haut), les spores germent mal.

On peut définir les conditions les meilleures pour la germination, qui représente l'un des stades les plus délicats du cycle biologique pour le L. pinastri :

- température aux environs de 20°,
- état hygrométrique au voisinage de la saturation,
- support couvert d'un mince film liquide,
- période de l'année de juillet à octobre et spore provenant d'une hystérothécie mûre, récemment formée.

Ces définitions, complétées par des études d'épidémiologie qui préciseront en particulier les conditions de la dissémination, permettront de cerner étroitement l'époque où il faudra déposer sur le pin un film protecteur avec les meilleures chances de succès.

54 - Epidémiologie

541 - Introduction

Comme dans de nombreux autres compartiments des sciences, on doit à des travaux français les débuts décisifs dans le domaine de l'aérobiologie, c'est-à-dire l'étude des microorganismes de l'air. Rappelons que PASTEUR, en faisant paraître en 1861 son "Mémoire sur les corpuscules organisés qui existent dans l'atmosphère", en le sous-titrant "Examen de la doctrine des générations spontanées", mettait fin par une série d'expérimentations rigoureuses et devenues célèbres à une théorie tenace quoique erronée.

Quelques années plus tard, MIQUEL publiait, à la suite de ses observations dans le parc de Montsouris, son ouvrage sur les "Organismes vivants de l'atmosphère".

Ces travaux ont intéressé les hygiénistes, puis les

allergologistes et bien entendu les phytopathologistes, dans la mesure où l'épidémiologie leur permettait de progresser dans l'étude des maladies, en connaissant mieux les modes et les périodes de la dissémination des parasites, en liaison avec les conditions du milieu.

Depuis lors, de très nombreuses recherches ont été conduites dans cette direction et grâce aux travaux de BULLER (1909), INGOLD (1960), GREGORY (1959, 1961), HIRST (1953), on connaît mieux de nos jours la façon dont les spores des champignons en particulier se libèrent dans l'air, transitent puis se déposent.

Ces études sont d'autant plus importantes que la phase au cours de laquelle un parasite doit passer d'une plante malade où il est bien établi à une plante saine sur laquelle il va s'implanter, correspond à une crise où les propagules courent le risque évident de tomber sur des substrats inertes ou d'une espèce non favorable. Ceci peut être en relation avec l'une des caractéristiques les plus évidentes de la majorité des parasites dont le nombre élevé des spores autorise l'indispensable gaspillage. Pourtant certaines d'entre ces spores vont "réussir" et le rôle du pathologiste consistera à savoir comment et pourquoi, dans le but évident de les en empêcher.

Le cas du Lophodermium pinastri a été relativement peu étudié, sauf par RACK (1961) qui récolte des spores sur des lames porte-objet vaselinées, dans une tuyère qui s'oriente face au vent. CHWALINSKI (1967 b) fixe des lames porte-objet dans différentes positions en hauteur et par rapport aux points cardinaux. RACK (1959 b) complète notre information par des études sur les charges électriques portées par les spores, charges qui s'inversent d'ailleurs entre la sortie de l'asque et la période de sustentation, ce qui, d'après l'auteur, favoriserait l'atterrissage sur les aiguilles des Pins. On ne trouve pourtant aucune étude complète sur les trois phases fondamentales qui commandent le passage du parasite sous la forme d'ascospore d'une aiguille malade à une aiguille saine, à savoir :

- La phase de libération, dans notre cas avec les conditions et les modalités de sortie de l'asque.

- La phase de dispersion qui nous retiendra quelque peu,

car elle a pu être traitée à la fois de façon théorique et expérimentale. Les résultats obtenus permettront de recouper certaines observations antérieurement connues.

Cette phase sera approfondie sous l'angle de ses conditions, grâce aux études conduites à l'aide d'un piège à spores de HIRST.

- La phase d'"atterrissage" sur une aiguille. Nous nous proposons d'exposer ici les travaux conduits dans l'étude des deux premières phases.

542 - Libération des ascospores de Lophodermium pinastri

On trouve dans l'article d'INGOLD (1967) un résumé des travaux consacrés à cette question sur un plan général. Les contributions de BULLER aux études sur les Sporobolomycetaceae ont sans doute attiré l'attention sur les performances parfois exceptionnelles que réalisent les champignons dans la dissémination de leurs spores. Chez les Ascomycètes, on cite le cas extrême du Podospora fimicola qui projette ses ascospores jusqu'à 50 centimètres.

Mais le L. pinastri évacue les siennes beaucoup moins loin, laissant au vent le soin de les reprendre et de les transporter. Il y a en effet contradiction entre une projection lointaine et la légèreté propice au transport par les courants aériens. En règle générale, une spore sera projetée d'autant plus loin qu'elle sera plus lourde, la distance D de projection étant liée à son rayon par la formule $D = K r^2$ (BULLER 1909), la forme et la densité intervenant bien entendu.

Dans le cas où la forme est sphérique, on peut raisonner aisément puisque la formule de STOKES s'applique : la vitesse limite, qui est atteinte, que la spore soit projetée vers le haut ou le bas, à une vitesse supérieure ou inférieure à V_L , est donnée par la formule :

$$V_L = \frac{2}{9} r^2 g \frac{d_s - d_a}{f}$$

où d_s est la densité de la particule

d_a la densité de l'air

f la viscosité de l'air (1,81 g/cm/s à 20°)

r le rayon de la sphère

g l'accélération de la pesanteur

Cette formule est de la forme $V_L = g T$, T étant une constante avec les dimensions d'un temps.

Les Anglo-saxons appellent cette quantité T "relaxation time" que nous pourrions traduire par temps d'amortissement. Nous admettrons sans démonstration qu'elle est définie, pour une particule projetée dans l'air calme avec une vitesse V , comme le temps nécessaire pour atteindre la vitesse $\underline{V}$ (e étant la base des logarithmes népériens).

T est donc la mesure du temps nécessaire pour s'accorder au mouvement de l'air qui l'entoure. Etant donné l'incidence de r qui intervient au carré dans la formule donnant T , on constate que ce temps est toujours très petit (quelques millisecondes pour les tailles courantes des spores de champignon) et la vitesse est divisée par e à chaque fraction de temps T .

On a trouvé par exemple (CHAMBERLAIN 1967) :

r (μ)	V_L (cm/s)	T (secondes)
5	0,3	$3,1 \times 10^{-4}$
10	1,2	$1,2 \times 10^{-3}$
25	7,1	$7,2 \times 10^{-3}$

Ceci permet de comprendre qu'une particule légère dont la vitesse de chute dans l'air calme est faible, même projetée avec une vitesse considérable, atteindra très rapidement sa vitesse-limite. Donc projetée verticalement, elle n'atteindra pas de grandes hauteurs.

Le cas du Lophodermium se rapproche de celui du Trichoglossum hirsutum (Fries) Boudier cité par INCOLD (INGOLD 1967) auquel il s'apparente par la forme des spores. Une ascospore s'engage dans le pore en le bouchant, certaines coupes montrant d'ailleurs des ascospores partiellement engagées par leur partie arrondie. La spore poussée par la pression interne de l'asque gorgé d'eau, pressé latéralement par les paraphyses, prend de la vitesse et s'échappe d'autant plus vite que sa

gaine mucilagineuse assure la lubrification. Une spore en attente s'engage immédiatement derrière.

Nous avons une idée - obtenue par voie expérimentale - de la distance d'éjaculation verticale. En disposant au dessus d'apothécies mûres des lames à des distances croissantes et en profitant du caractère adhésif de la gaine des ascospores, on peut estimer la distance à partir de laquelle on ne récolte plus que quelques rares ascospores. Cette distance est d'environ 3 millimètres.

De nombreuses observations à la loupe binoculaire permettent de rattacher la décharge de la bouffée de spores à des causes reproductibles naturellement ou artificiellement. Lorsque l'hystérothécie est abondamment humectée, les asques dépassent par leur quart supérieur le niveau de l'hyménium, ce qui s'observe en tangente ou par un éclairage rasant et à fort grossissement (planche V.2, D). La surface de l'hyménium apparaît comme rugueuse, hérissée de points brillants, qui sont les sommets des asques. Un faisceau lumineux, un mouvement de l'air, par exemple par ouverture de la boîte de Pétri où les aiguilles sont humectées, une pression latérale sur les parois rigides de l'hystérothécie (planche V.2, B et C), entraînent l'évacuation des spores.

En dehors de cette méthode classique chez de nombreux Ascomycètes à spores filiformes (Trichoglossum hirsutum, Cordyceps militaris L., Leptosphaeria acuta (Moug.) Karst.) pour évacuer leurs ascospores "sèches" en bouffées, le Lophodermium pinastri dispose d'un autre procédé. L'hyménium gorgé d'eau apparaît parfois surmonté d'une couche liquide tapissant le réceptacle naviculaire constitué par l'hystérothécie en cupule (planche V.2, E). Une partie des spores est libérée dans cette eau et une goutte de pluie tombant violemment dans cette petite coupe rebondit en éclatant et éclabousse la végétation environnante de fines gouttelettes emportant les spores. Ce phénomène du "splashing" ou éclaboussement a été étudié expérimentalement (GREGORY et al. 1959). INGOLD (1960) donne une idée de l'importance que peut revêtir le phénomène en rappelant qu'une goutte d'eau de 5 millimètres tombant de 7,4 mètres se résoud en 5 000 gouttelettes, dont la taille varie de 5 à 2 400 μ et pouvant être projetées sur des distances horizontales de 20 centimètres.



Planche V.2 - Dissémination des spores

A - D Hystérothécies mûres prêtes à
expulser les spores.

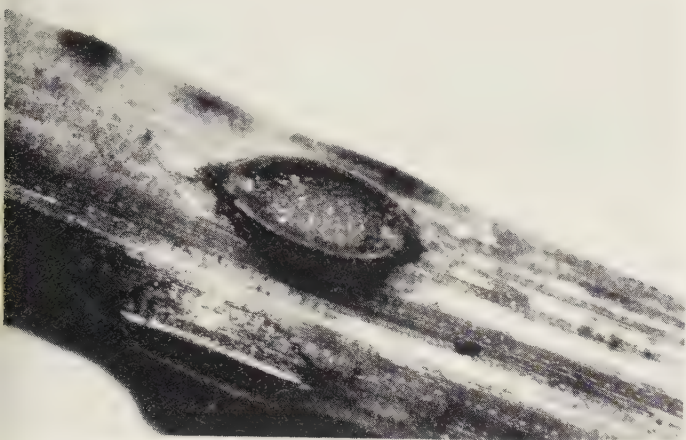
Les points brillants (flèche) sont les
sommets des asques dépassant l'hyménium.

B - C Commande mécanique de la bouffée de
spores.

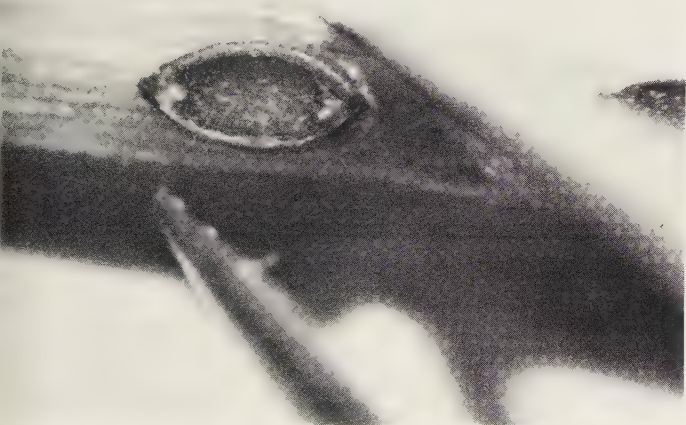
E Hystérothécie couverte d'un film d'eau.

F Prélèvement du film à la pipette pour exa-
men des ascospores.

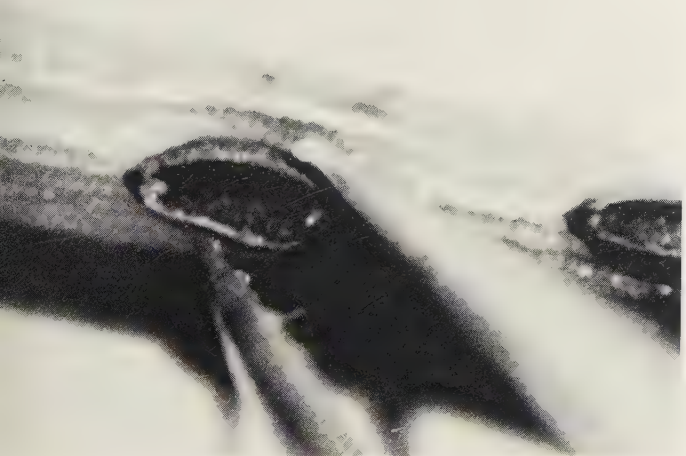
A



B



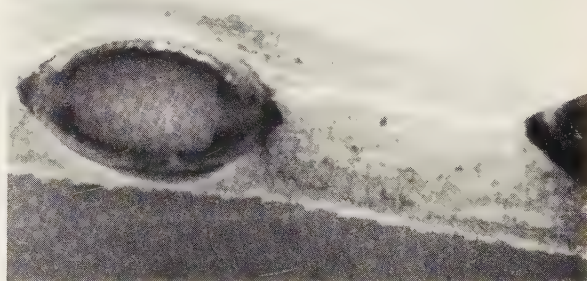
C



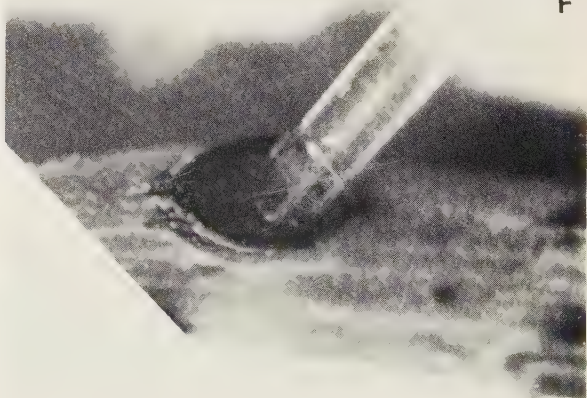
D



E



F





Ce type de dispersion existe à coup sûr chez le Lophoder-
mium pinastri, ainsi que le montrent les deux expériences suivantes :

- Pour les besoins de l'expérimentation sur les spores, des gouttelettes du liquide surnageant au dessus de l'hyménium des hystérothécies sont prélevées à la micropipette (planche V.2, F). Portées sous le microscope, elles montrent des quantités parfois considérables d'ascospores ($1\ 500\text{ au mm}^3$).

- Une goutte d'eau lâchée à l'aplomb d'une hystérothécie éclate et les gouttelettes obtenues, observées directement à travers la paroi de la boîte de Pétri, révèlent également la présence d'ascospores.

On comprend l'intérêt d'une dispersion d'ascospores enrobées d'un film liquide, puisque ces conditions ont été reconnues comme étant les meilleures pour la germination (LANIER 1968 b).

Pourtant les spores bénéficiant du premier type de dispersion (par bouffées) seront plus facilement reprises, après franchissement de la couche d'air calme tangente au sol, par le vent, puis transportées. Les modalités de ce transport vont être examinées maintenant.

543 - Dispersion des spores et théorie du vol

Une fois libérées dans l'air, les spores, dont les caractéristiques de poids et de forme sont connues, ne sont plus soumises qu'à des facteurs physiques externes (température, humidité, lumière, mouvements de l'air). Les travaux de GREGORY (1961) ont montré qu'une valeur fondamentale, la vitesse-limite de chute dans l'air supposé immobile, ne dépend que des caractéristiques de la spore et des facteurs physiques externes. Cette donnée V_L intervient comme nous le verrons dans tous les calculs théoriques de dispersion des spores.

GREGORY (op. cit. 1961) dans le chapitre de son ouvrage traitant de la sédimentation dans l'air calme rappelle que deux méthodes ont été utilisées pour mesurer la vitesse-limite. La plus simple, employée par BULLER (1909) et par YARDWOOD et HAZEN (1942) consiste à mesurer le temps de chute sur une courte distance à l'aide d'un microscope horizontal. La précision est fonction du champ du microscope et de la vitesse de chute elle-même, cette méthode ne conduisant à une erreur relative

supportable que pour de faibles vitesses de chute, donc pour des spores de petite dimension.

La seconde méthode, largement utilisée, consiste à lâcher des spores (ou du pollen) en haut d'une colonne d'air calme dans un cylindre vertical et à déterminer le temps nécessaire pour que les propagules parviennent en bas.

5431 - Matériel et méthodes de mesure directe

Nous avons pu utiliser les deux méthodes, compte tenu des caractéristiques favorables de notre matériel : la taille d'abord (de l'ordre du 1/10e de millimètre en longueur) permet de voir aisément les spores, même au faible grossissement d'une loupe binoculaire, à condition de disposer d'un éclairage suffisamment puissant et d'observer sur fond noir. La forme effilée, qui complique les calculs théoriques, a en revanche l'avantage de ralentir la vitesse de chute.

Les essais préliminaires, permettant de distinguer les spores dans leur chute et leur position dans l'air, nous ont incité à mesurer la vitesse de chute dans un champ de loupe binoculaire, moyennant certaines précautions (première méthode). Il suffit de mesurer au chronographe le temps nécessaire pour traverser le champ de la loupe, au voisinage du diamètre vertical D. Les spores passant à droite et à gauche servent de repère au nuage.

Une autre propriété très précieuse des fructifications, à savoir la possibilité pour l'expérimentateur de provoquer mécaniquement la dispersion d'une bouffée d'ascospores, permet de donner avec une bonne précision le signal du départ au sommet du tube (deuxième méthode).

La lecture de GREGORY (op. cit. 1961) nous ayant fait craindre les causes d'erreurs dues aux courants de convection dans des cylindres ouverts, nous avons choisi le simple tube à essai, dans lequel de la fumée introduite montre une grande stabilité de l'air intérieur. Même en agitant le tube en tous sens, la fumée s'y maintient et l'expérience a montré qu'un tube rempli de fumée abandonné à lui-même la conserve plusieurs minutes en équilibre.

Une règle graduée introduite dans le tube permet de connaître exactement sa longueur et le niveau des mesures. Le signal de départ est donné par un premier opérateur qui presse brièvement les parois d'une hystérothécie "préparée". Une bouffée de spores est évacuée. Elles transitent t secondes plus tard devant le second opérateur muni d'un chronomètre et donnant une série de signaux d'arrivée.

5432 - Résultats

Plusieurs centaines de mesures ont été faites par différents observateurs, afin d'éliminer tout coefficient personnel. On a également éliminé les mesures de vitesse des agrégats de spores ou même d'asques entiers, facilement visibles.

Les chiffres s'accordent autour d'une vitesse moyenne de 0,43 centimètres par seconde avec un écart type de 0,11 cm.

On a pu noter également que les spores tombent avec leur grand axe horizontal, ce qui est en accord avec les lois de la dynamique des fluides qui veulent qu'un corps s'oriente de façon à présenter la résistance maximum au mouvement (feuille de papier dans l'air par exemple). Certaines spores pivotent parfois lentement autour d'un axe vertical à la façon d'une pale d'hélicoptère. Ce phénomène, affectant 20 à 25 % des spores doit être de peu d'influence sur la vitesse de chute puisque ces spores font en moyenne 1 tour pour 2 centimètres de chute.

5433 - Solution théorique[°]

Nous avons cherché à élaborer une solution théorique à ce problème, beaucoup plus intéressante parce que de portée plus générale et susceptible d'être appliquée à de nombreux cas difficiles de spores filiformes. Nous avons tenu compte des données physiques relatives à la spore et au milieu dans lequel elle évolue. Nous nous sommes contentés d'approximations quand certaines données étaient inconnues ou inaccessibles.

Rappelons d'abord les données théoriques physiques de la sédimentation en air calme : l'air est visqueux, c'est-à-dire qu'il oppose une résistance au mouvement des particules solides. Par ailleurs, l'effet de la gravitation sur une particule consiste à l'accélérer si par exemple elle est abandonnée avec une vitesse nulle, jusqu'à ce qu'elle atteigne une vitesse à laquelle le ralentissement dû à l'air qui la cerne équilibre la force de gravitation. On dit qu'elle a atteint sa vitesse-limite. Il

[°] Cette partie doit beaucoup à une collaboration avec un physicien du C.N.R.S., Monsieur C. ZELLER, que nous tenons à remercier particulièrement pour l'aide incomparable qu'il nous a fournie (cf. C.R. Acad. Sc. Paris, 267, 1574-1577, 1968).

en est d'ailleurs de même si la particule est lancée avec une vitesse supérieure à la vitesse-limite, auquel cas elle sera décélérée jusqu'à la même limite.

La formule donnant la vitesse-limite est simple dans le cas de la sphère. Elle se déduit de l'expression de la force de freinage s'exerçant sur de petites sphères (diamètre compris entre 1 et 100 μ) qui est une application de la loi de NAVIER-STOKES :

$$F = 6 \times 3,1416 \times f \times r \times V \text{ en dynes}$$

où V est exprimé en centimètres par seconde

f " la viscosité de l'air

r " le rayon de la sphère en centimètres

La loi de STOKES s'applique, ainsi que le rappelle CHAMBERLAIN (op. cit. 1967) à condition :

1 - que la particule soit grande par comparaison avec la particule en course libre (0,1 μ : aérosol), ce qui est le cas pour la majorité des spores de champignon, dont les dimensions sont de l'ordre de 10 μ .

2 - que le nombre de REYNOLDS $R_e = \frac{2 r V}{h}$ soit plus petit que 1, où h représente la viscosité cinématique, trouvée en divisant la viscosité du milieu f par sa densité.

Par exemple pour une particule sphérique de 40 μ de diamètre, tombant à sa vitesse-limite de 5 cm/s, $R_e = 0,13$; d'une façon générale cette seconde condition, compte tenu des très faibles valeurs de r et de V, est généralement vérifiée pour les spores de champignon et les pollens.

On retrouve la vitesse-limite en égalant cette force de freinage à la force due à la gravitation.

$$6 \times 3,1416 f r V_L = \frac{4}{3} \times 3,1416 r^3 (d_s - d_a) g$$

$$V_L = \frac{2}{9} \frac{r^2 g (d_s - d_a)}{f}$$

Cette formule s'applique dans le cas de particules sphériques et permet de calculer par exemple la vitesse ascensionnelle nécessaire au vent pour maintenir en suspension des spores ou des gouttelettes

d'eau d'un diamètre donné.

Mais dans leur grande majorité, les spores ne sont pas sphériques ; et si des formules empiriques telles que celle de FALCK (1927), relative aux particules ayant la forme d'ellipsoïdes, ou des relations expérimentales, comme celle de Mc CUBBIN (1944) semblent applicables à des cas où les spores ne diffèrent pas trop de la sphère, il en va tout autrement pour le cas des spores filiformes et GREGORY (op. cit. 1961) regrette qu'on n'en sache pas davantage sur la chute des spores très allongées (Ophiobolus, Epichloe, Geoglossum, Cordyceps ...).

La solution théorique dans le cas de l'ellipsoïde, même très allongé et du cylindre existe pourtant. Elle part des formules classiques en dynamique des fluides (LAMB 1916) qui supposent un certain nombre de conditions, résumées dans un compte rendu récent à l'Académie des Sciences (LANIER, ZELLER 1968).

On trouvera dans la publication en cours de parution (LANIER et al. 1969 b) la partie mathématique qui n'a pas été développée ici. Elle ne présente aucune difficulté particulière, mais l'établissement des formules est longue.

Pour le cas du cylindre, auquel les spores du Lophodermium peuvent être assimilées, la formule donnant la force de freinage s'écrit :

$$F_1 = \frac{8 \times 3,1416 \times f \times c \times V}{\frac{1}{2} - k - \text{Log} \frac{a V}{4 \frac{f}{d}}}$$

dans laquelle f est la viscosité de l'air

- c la longueur du demi-cylindre
- V la vitesse de la particule
- k la constante d'Euler = 0,5772
- a le rayon du cylindre
- d la densité de l'air

La vitesse limite s'obtient en égalant cette force de freinage à la force due à la gravitation.

$$F_2 = 2 \times 3,1416 \times a^2 \times c \times g \times D$$

dans laquelle g est l'accélération de la pesanteur

D la densité de la particule

Il vient alors :

$$V_L = \frac{a^2 D g}{4 f} \left(\frac{1}{2} - k - \text{Log} \frac{a V_L}{4 \frac{f}{a}} \right)$$

Il s'agit d'une fonction implicite en V_L , qui n'a pu être appliquée numériquement de façon relativement rapide que grâce aux moyens de calculs de la Station de Biométrie du Centre national de Recherches forestières°.

Ces moyens appliqués à cette formule ont permis de dresser le tableau V.e qui donne les valeurs de la vitesse de chute de corps cylindriques de densité unité à 20° centigrades, en fonction de leur rayon. On notera en effet que la vitesse-limite est indépendante de la longueur du cylindre, à condition que celle-ci soit grande par rapport au rayon.

Tableau V.e

a (en microns)	V_L (cm/s)	a (en microns)	V_L (cm/s)
0,75	0,086	3,50	1,187
1,00	0,142	3,75	1,328
1,25	0,210	4,00	1,475
1,50	0,287	4,25	1,626
1,75	0,374	4,50	1,782
2,00	0,469	4,75	1,942
2,25	0,571	5,00	2,107
2,50	0,681	5,25	2,276
2,75	0,799	5,50	2,448
3,00	0,922	5,75	2,625
3,25	1,052	6,00	2,805

° Nous tenons à remercier en particulier Mme ZELLER pour sa contribution à la partie mathématique de ce travail.

La moyenne observée, $0,43 \mu$, correspond à un rayon de spore de $1,84 \mu$.

Réciproquement, dans la gamme des tailles observées pour les spores du L. pinastri, $4-2 \mu$, les vitesses-limites calculées seraient de $0,469$ à $0,142$ cm par seconde.

Le calcul est en bon accord avec l'expérience.

5434 - Discussion et applications

Pour estimer la vitesse de chute des spores du Lophodermium pinastri, nous aurions pu nous borner à effectuer une mesure directe, puisque leur taille et leur vitesse le permettait, avec une erreur d'expérience que l'on peut estimer à 5 % (erreur de chronométrage sur l'enregistrement des signaux de départ et d'arrivée, sur les courants de convection, sur les variations de taille des spores, ...).

Nous avons voulu appliquer une théorie inspirée de la physique pour montrer qu'il est possible, lorsque la forme des spores se ramène à un cas géométrique simple, de faire cadrer les résultats fournis par l'expérience avec ceux prévus par le calcul. Là aussi, certaines approximations ont été nécessaires : l'air n'est ni parfaitement homogène, ni incompressible et le mouvement n'est pas absolument permanent, conditions pourtant admises pour rendre le calcul rigoureux.

En mesurant avec précision la taille de nombreuses spores, nous avons mieux apprécié la variation considérable, de l'ordre du simple au double, en longueur. TERRIER (1953) faisait remarquer à juste titre que la projection des ascospores du Lophodermium macrosporum (Hart.) Rehm sélectionnait les mûres, ce qui pouvait entraîner des erreurs en Systématique.

Deux facteurs restent imprécis dans nos expériences :

- d'une part la densité de la spore que pour les besoins du calcul nous avons égalée à l'unité ; elle en diffère sans doute peu, puisque l'ascospore est immédiatement issue de l'asque gorgé d'eau et que, projetées dans l'eau, les spores se répartissent à la surface du liquide et au fond des récipients, la plus grande part restant en suspension ;
- d'autre part la forme des spores dans l'air, qui sont

légèrement incurvées par rapport au cylindre théorique et pivotant doucement pour certaines d'entre elles autour d'un axe vertical. Forme et rotation doivent modifier légèrement les données théoriques.

Il n'en reste pas moins que l'on peut retenir le chiffre de 0,43 cm/s pour la vitesse de chute des spores du Lophodermium pinastri dans l'air calme, avec la certitude qu'apporte une correspondance convenable entre le calcul et l'expérience.

L'article de SCHRÖDTER (1960) et les différentes formules qu'il fournit permettent de calculer, connaissant V_L , certaines caractéristiques du vol des ascospores du L. pinastri et de les confronter avec les observations faites en nature.

Une donnée essentielle qui reviendra souvent dans les formules de base est le coefficient d'échange A , qui mesure la turbulence de l'air. La valeur de A varie considérablement en fonction de la hauteur au dessus du sol. Presque nul (0,01 g/cm/s) dans les premiers centimètres, son ordre de grandeur passe à 1 g/cm/s de 1 à 10 mètres d'altitude et à 10 g/cm/s de 10 à 100 mètres.

Dans le cas du L. pinastri, nous savons que pour leur plus grande part les spores sont libérées dans les premières couches d'air de la litière, $0 < h < 0,10$ m ou dans les litières suspendues entre 0,10 et 1 mètre.

Les coefficients d'échange correspondants peuvent être estimés à $0,01 < A < 0,1$ au niveau des litières, et $0,1 < A < 1$ jusqu'à 1 mètre du sol.

On peut dès lors calculer, pour les vitesses de vent les plus couramment observées en forêt, et connaissant la vitesse de chute des spores dans l'air calme, des valeurs estimées de la distance de vol des spores par exemple (SCHRÖDTER op. cit. 1960).

$$X_{km} = 0,91 \frac{A U}{d_a V_L^2}$$

U est la vitesse du vent en mètres par seconde.

Tableau V.f

A	U	X _{km}
0,01	0,5	0,02
0,1	0,5	0,2
1	0,5	2

On retrouve donc cette donnée d'observation courante : à partir d'aiguilles tombées au sol, ce que l'on a appelé le "Rouge proche" ne s'exerce pas au delà de 20 mètres, alors que le "Rouge à distance" peut s'étendre jusqu'à plusieurs kilomètres.

On peut également calculer la hauteur que peuvent atteindre les spores du Lophodermium. Cette notion est rendue d'autant plus intéressante qu'elle permet de concevoir l'effet de nappe que peut prendre le nuage infectieux. La hauteur maximum est donnée par la formule (SCHRÖDTER op. cit. 1960) :

$$Z_{\max} = 0,2274 \frac{A}{d_a V_L}$$

Elle est indépendante de la vitesse du vent.

Tableau V.g

A	Z _{max} (m)
0,01	0,045
0,1	0,45
1	4,5

Ces petits tableaux sont particulièrement intéressants.

Ils prouvent certains faits d'observation qui n'avaient pas reçu d'explication satisfaisante jusqu'à présent. On constate que l'établissement d'une attaque de "Rouge" depuis une vieille plantation jusqu'à une plus jeune va d'abord lentement : pendant un ou deux ans la frange attaquée en bordure du vieux peuplement dépasse rarement 20 à 30 mètres. Puis après la colonisation et la mort des jeunes plants, dont de nombreuses aiguilles rougissent puis mûrissent leurs hystérothécies en restant pendues, la dissémination se fait beaucoup plus rapidement, à une hauteur pratiquement constante d'une année sur l'autre. Puis vers 5 à 6 ans, les pins sont suffisamment hauts pour ne perdre que leurs vieilles aiguilles, bien que le niveau d'attaque puisse atteindre encore 3 ou 4 mètres. Au stade du jeune perchis, les aiguilles du Pin sylvestre ne portent pratiquement plus d'attaques du Lophodermium et ce champignon est exceptionnel sur les aiguilles des arbres adultes abattus.

Ces phénomènes naturels sont confirmés par les données chiffrées ci-dessus :

Les hystérothécies mûries au sol ne peuvent disperser leurs ascospores qu'à quelques centimètres de hauteur sur une distance ne dépassant pas 20 mètres, donc n'atteignent que les très jeunes plants ou les parties basses des plantations en bordure des vieux peuplements.

Au fur et à mesure que l'attaque avance, les hystérothécies en plus grand nombre mûrissent leurs spores à une hauteur plus grande, 0,50 mètre puis 1 mètre, en stockent en litière suspendue et l'on conçoit que l'attaque maximum se développe lorsque les sources de spores sont abondantes, assez haut dans les jeunes plants et que ceux-ci, encore séparés les uns des autres, permettent au vent de circuler (distance accrue de dissémination) et aux variations thermiques d'augmenter la capacité d'échange.

Lorsque le couvert est fermé, A et U diminuent et même si les spores se dispersent de plus haut, elles ne peuvent atteindre les plus hautes aiguilles.

Les arbres adultes ne sont que rarement atteints car pour un arbre de 20 mètres par exemple, il faudrait un coefficient d'échange de 5 qui n'est obtenu qu'exceptionnellement.

544 - Capture des spores

Les paragraphes précédents nous ont permis de juger, en s'appuyant sur des observations de laboratoire, comment pouvait se faire la dissémination des spores. Pour envisager des traitements susceptibles d'avoir la meilleure efficacité, il reste nécessaire de faire l'étude dans les conditions de la nature et d'observer en parallèle les dites conditions, afin de les relier au phénomène de la dispersion, telle qu'elle se passe exactement.

Ce type d'étude est devenu courant en phytopathologie et a donné lieu à la mise au point d'appareils de capture de plus en plus perfectionnés. On trouve dans les ouvrages spécialisés (GREGORY 1961, p. 90 et suiv.), dans les comptes rendus de Symposia consacrés à ces problèmes (par exemple "Airborne Microbes, Londres, avril 1967) ou dans divers articles appliquant et perfectionnant les méthodes de base, matière à adapter à son propre problème les types d'échantillonnage de l'atmosphère pratiqués et des idées pour l'interprétation des phénomènes observés.

Le cas particulier du Lophodermium pinastri a été étudié par RACK (1957) avec un appareillage simple utilisant les effets de "venturi" pour accélérer les dépôts sur des lames fixées dans différentes positions à l'intérieur de l'appareil. L'auteur critique lui-même les défauts de son système, qui oblige en particulier à tenir compte de courbes théoriques permettant de calculer le pourcentage d'efficacité du piège selon la vitesse instantanée du vent, donc à disposer d'un anémomètre enregistreur.

Ce défaut fondamental de la majorité des appareils de capture disparaît lorsqu'on utilise un dispositif isocinétique, qui est précisément conçu de telle façon que la capture des spores de l'air est indépendante (dans certaines limites) de la vitesse des vents.

Nous avons été conduits à utiliser le matériel de HIRST dont les qualités nous avaient été prouvées par certains travaux d'épidémiologie agricole que nous pouvions apparenter aux nôtres (LOUVET et BILLOTTE 1964). De plus les observations de HIRST lui-même (HIRST 1952 et surtout HIRST 1953) avaient montré que l'appareil convenait pour les

spores filiformes ; dès ces premières observations, on établissait une corrélation entre les précipitations et les vols d'ascospores filiformes. De plus, FAWSETT (1967) venait d'appliquer avec succès la méthode de HIRST à l'étude du Nectrocyclops niveus (Persoon ex Fries) Sacc., Ascomycète à spores filiformes, vivant sur les aiguilles des Pins et dont le comportement pouvait a priori être rapproché de celui du L. pinastri.

Toutes ces raisons nous ont amené à installer, à mettre au point et à exploiter pendant trois ans un appareil de HIRST, établi dans le cadre même d'un poste météorologique complet, en vue de relier si possible les vols de spores aux conditions météorologiques, afin de prévoir ceux-là au vu de celles-ci.

5441 - Matériel et méthodes

L'appareil de HIRST est trop connu pour être décrit. Rappelons en quelques lignes le principe de son fonctionnement : l'air est aspiré à raison de 10 litres par minute à travers un orifice calibré (14 x 2 mm) dont le bord interne est situé à environ 0,5 mm d'une surface collante (vaseline spéciale) disposée sur une lame de microscopie. Par effet d'inertie, les spores contenues dans le flot d'air, surtout si elles sont assez volumineuses, sont projetées sur la lame et y restent fixées. La fixation est d'autant plus aisée dans le cas du L. pinastri que nous avons noté autour des ascospores la présence d'une gaine mucilagineuse, elle-même adhésive. La succion est assurée par un moteur d'aspirateur branché sur le secteur. La lame vaselinée défile devant l'orifice au rythme de 2 mm par heure. Le changement de lame est journalier, effectué vers 9-10 heures du matin et pratiqué en même temps que les relevés des instruments d'observation météorologique groupés en un abri classique : ils comportent un thermomètre enregistreur, contrôlé par un thermomètre à minima et un à maxima, un hygromètre enregistreur, un pluviomètre d'abord non enregistreur (1967 et 1968) remplacé ensuite par un enregistreur (1969) et un baromètre. En 1967 et 1968, nous n'avons pu malheureusement enregistrer l'instant précis des pluies ; seule a été notée la période (matinée, après-midi ou nuit) où elles se sont produites.

Les lames sont fermées avec des lamelles de 55 mm selon la méthode préconisée par HIRST, stockées puis examinées sans coloration. L'usage du contraste de phase a été très précieux pour différencier les spores hyalines du L. pinastri.

Comptage des spores :

C'est l'opération la plus délicate. Relativement aisée lorsqu'on s'adresse à des spores caractéristiques comme celles des Alter-naria (LOUVET, BILLOTE op. cit. 1964), des Cladosporium ou même des

Venturia, elle l'est beaucoup moins lorsqu'on veut étudier des spores filiformes, qui, ainsi que l'a noté HIRST (op. cit. 1953), se projettent fréquemment ensemble, espèces mélangées, en très grandes quantités parfois, ce qui ne facilite ni la reconnaissance ni les comptages. Récemment, PAWSEY (op. cit. 1967), dans le cas du Nectrocyclops niveus, signalait ce danger de confusion avec des spores de champignons tels que le Lophium mytilinum Pers. Nous avons relevé dans RABENHORST, WINTER quelques noms d'Ascomycètes susceptibles d'habiter les matrices fréquentes dans notre peuplement de Pins. On trouvera au tableau V.h cette liste non limitative ainsi que les déterminations que, d'après la dimension et la forme des spores, nous avons pu faire sur nos récoltes. Les confusions restent néanmoins possibles et pour les limiter au maximum, nous avons utilisé deux critères dans les cas douteux : d'une part la taille des spores du L. pinastri^o et d'autre part deux caractéristiques essentielles que nous avons mieux vues à cette occasion. Les ascospores du L. pinastri, bien que globalement filiformes sont acuminées à une extrémité et émoussées à l'autre. A fort grossissement (planche V.1, E et V.3, A), on note même au voisinage de l'extrémité arrondie une structure rugueuse qui peut faire penser à un dispositif d'accrochage au sommet de l'asque. Enfin les ascospores isolées sont fréquemment enroulées sur elles-mêmes. Ces observations et l'abondance indéniable des ascospores du L. pinastri à certaines époques, due à la situation de l'orifice du piège (à 50 cm et entouré de Pins), ont réduit considérablement le risque d'erreur.

Dans la pratique, le comptage s'est déroulé en trois temps :

1 - d'abord un passage longitudinal attentif sur la lame pour repérer les zones où existaient des ascospores ;

2 - puis le repérage de l'heure précise des dépôts, en superposant à la lamelle une seconde lamelle graduée d'heure en heure, ceci permettant un choix des zones où la densité des spores est suffisante ;

3 - enfin un échantillonnage par petites surfaces ; le micromètre oculaire porte un rectangle de 300 x 200 μ au grossissement classiquement employé. Dix répétitions par heure conduisent à un échantillonnage au 1/50e.

5442 - Résultats

Les résultats sont regroupés sous forme de graphiques, volontairement limités aux périodes intéressantes. Au fur et à mesure de l'avancement des travaux, il nous est en effet apparu que, sur le plan épidémiologique, les différentes périodes de l'année ne présentaient pas

^o Une projection de spores obtenue au laboratoire par la méthode classique servait de référence (planche V.3, A).

Tableau V.h : LISTE DES ASCOMYCETES A SPORES FILIFORMES SUSCEPTIBLES
D'ETRE RELEVES DANS UN PEUPLEMENT DE PIN SYLVESTRE DU
TYPE OBSERVE.

Espèces possibles (1)	Hôtes	Références (2)
<u>Coccomyces</u> ssp.	Pinus silvestris	R 81
	Rubus idaeus	R 81
Coccophacidium pini Alb. et Schwein.	Pinus silvestris	R 98
Godronia ericae Fries	Calluna	R 240
Lophium elatum Fries	Pinus silvestris	R 26
<u>Lophium mytilinum</u> Persoon	Pinus silvestris	R 26
	Abies. Juniperus	
Lophodermium arundinaceum Schrad.	Molinia. Carex	R 45
	Graminées div.	
Lophodermium laricinum Duby	Pinus silvestris	R 44
<u>Lophodermium pinastri</u>	Pinus silvestris	R 43
<u>Naemacyclus niveus</u> Persoon	Pinus silvestris	R 174
Naemacyclus histerioides Desm.	Pinus silvestris	R 162
Ostropa cinerea Persoon	Feuillus div.	R 188
Robergea unica Desm.	Feuillus div.	R 190
Schizoxylum insigne De Not.	Pinus silvestris	R 1253
Schizoxylum ssp.	Rubus	R 182
Stictis carestiae De Not.	Pinus silvestris	R 175
	Abies	
<u>Stictis discolor</u>	Pinus silvestris	R 180
Stictis fimbriata Schwein.	Pinus silvestris	R 1213
Stictis radiata	Pinus silvestris	R 179
Stictis sphaeroides Niessl.	Pinus silvestris	R 339
Stictis ssp.	Luzula. Carex. Aira	R 179. 180

(1) Soulignés, ceux dont la présence est certaine à HAGUENAU.

(2) R = Rabenhorst Kryptogamen-Flora.

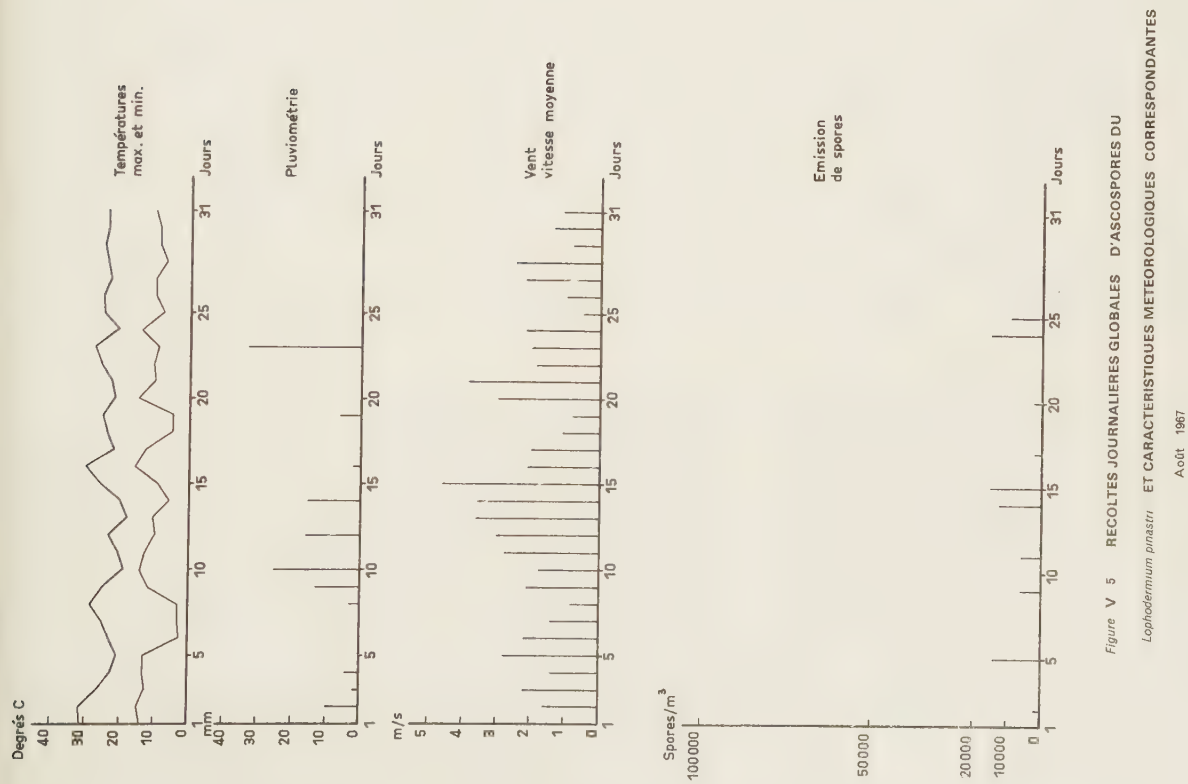


Figure V 5 RECOLTES JOURNALIERES GLOBALES D'ASCOSPORES DU
Lophodermium pinastri ET CARACTERISTIQUES METEOROLOGIQUES CORRESPONDANTES
Août 1967

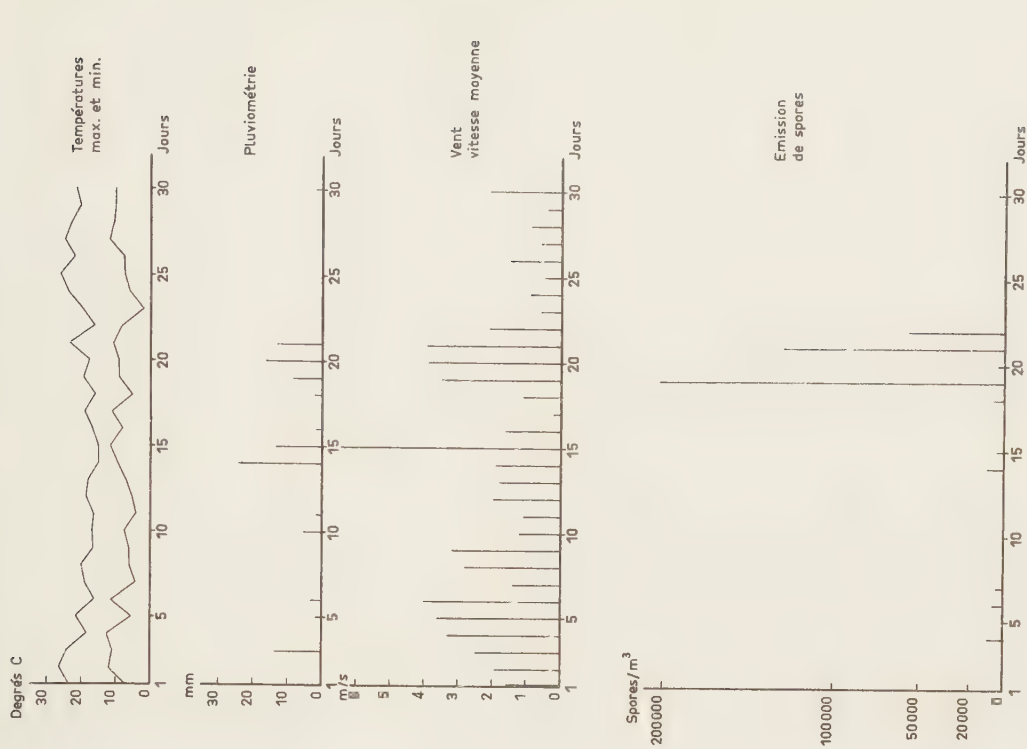


Figure V 6 RECOLTES JOURNALIERES GLOBALES D'ASCOSPORES DU
Lophodermium pinastri ET CARACTERISTIQUES METEOROLOGIQUES CORRESPONDANTES
Septembre 1967

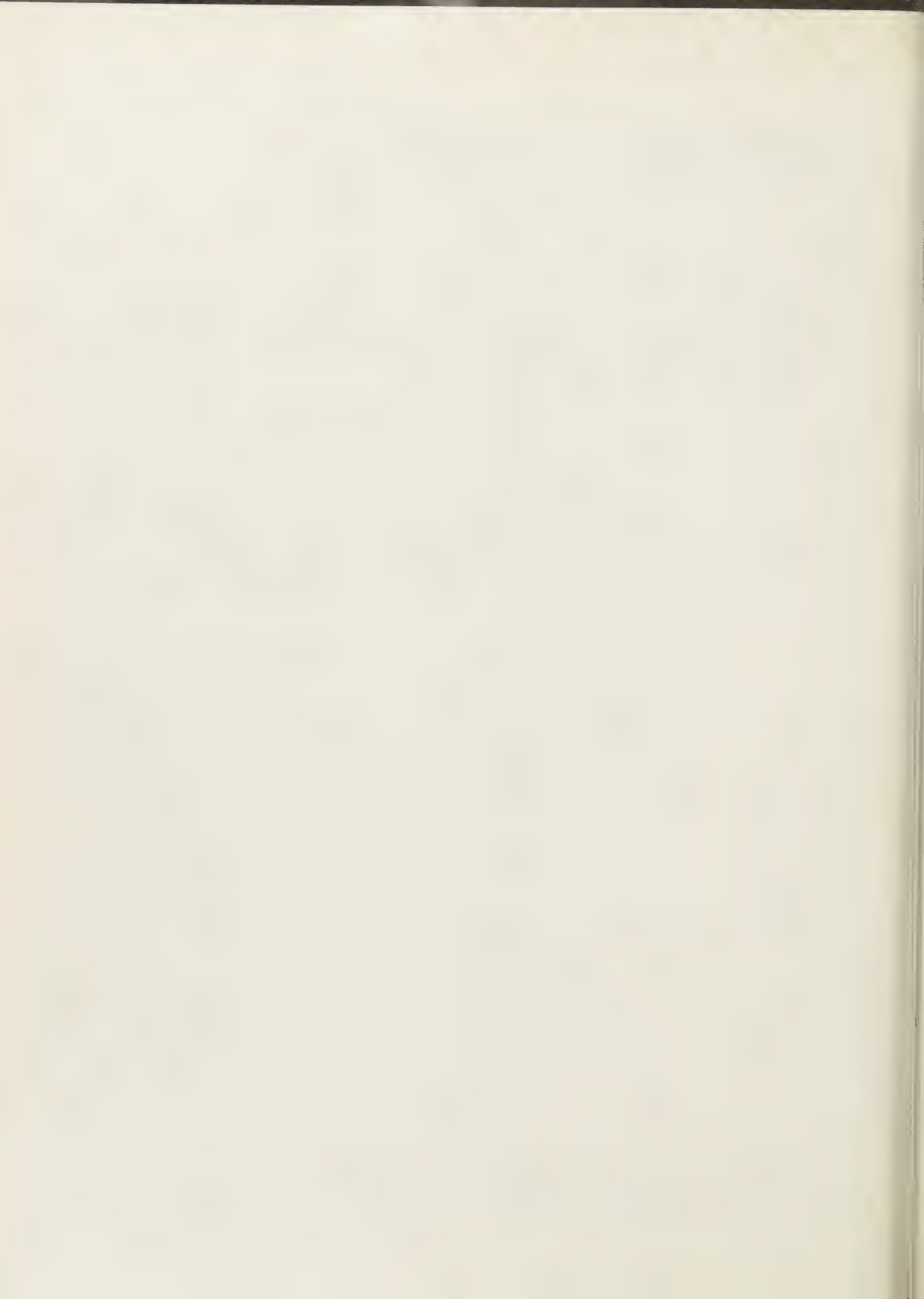
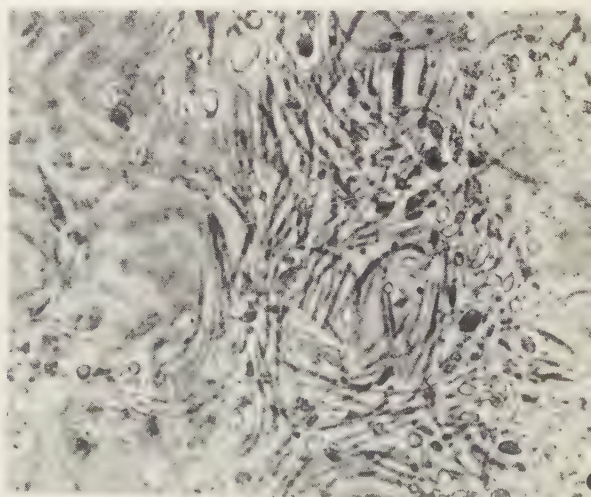
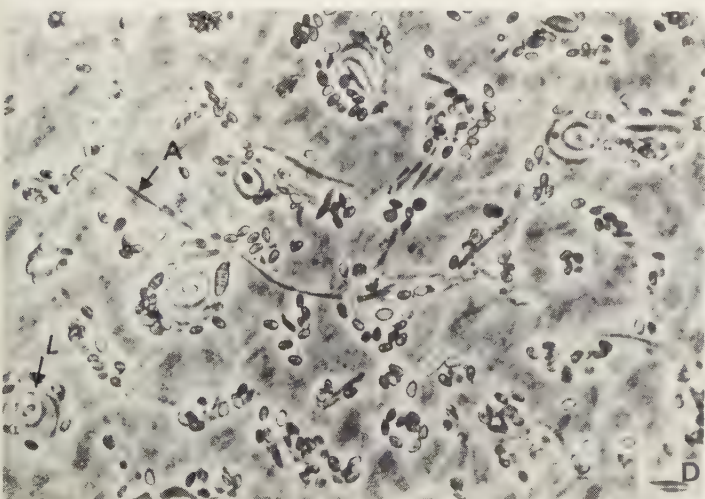
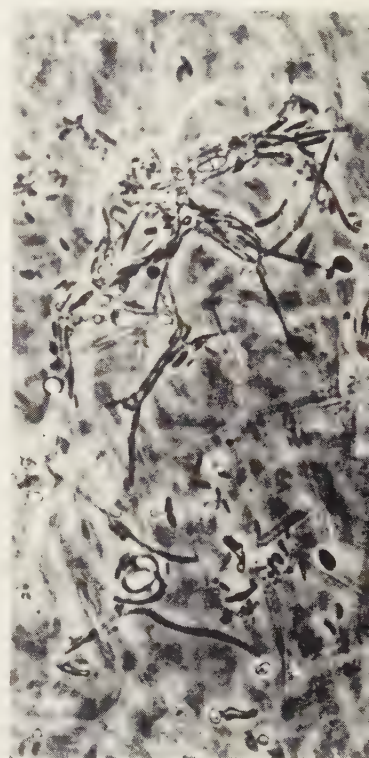
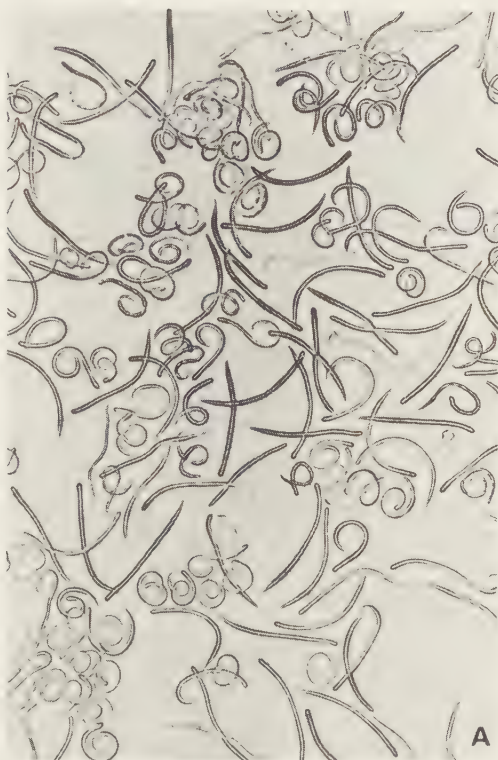
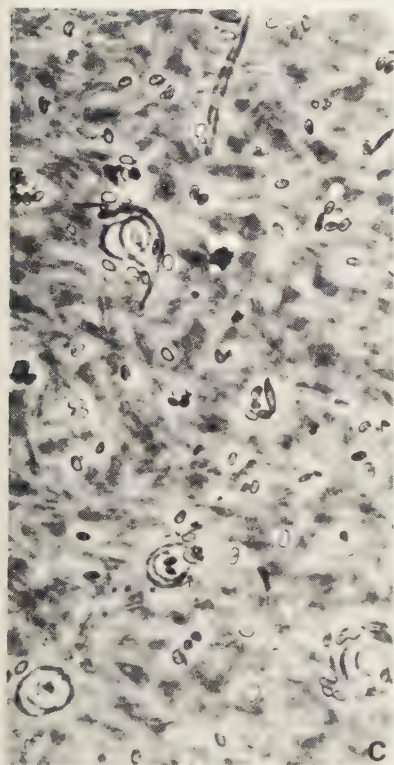
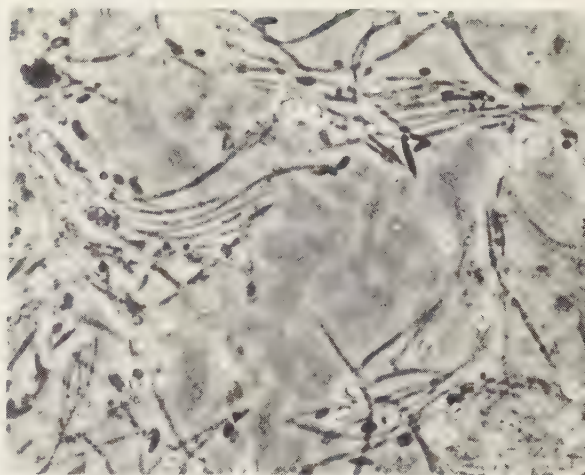
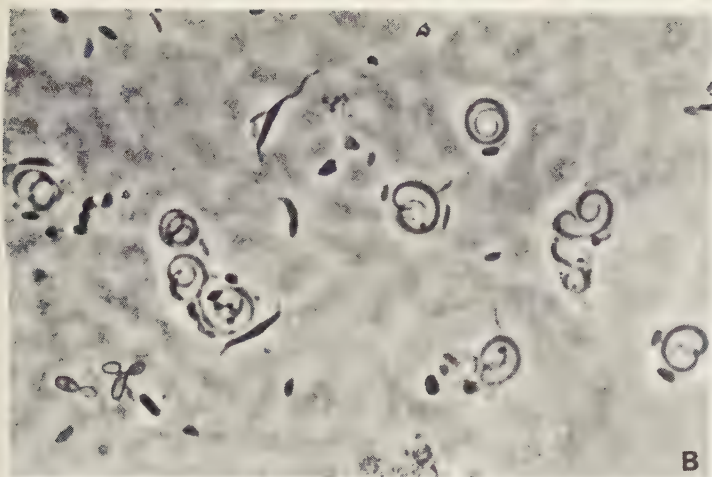


Planche V.3 - Récoltes au piège à spores de HIRST

- A Projection de référence sur Malt Agar.
- B Aspect de la récolte du 14.8.67 à 22h00.
Spores enroulées caractéristiques.
- C Aspect de la récolte du 21.9.67 à 21h00.
- D Aspect de la récolte du 4.10.67 à 9h00.
Confusion possible avec d'autres spores
filiformes.
L : Lophodermium A : autre espèce
- E Aspect de la récolte du 20.9.67 à 20h00.
Spores nombreuses allongées.
- F Aspect de la récolte du 10.8.68 à 8h30.
Forte concentration.
- G Aspect de la récolte du 19.9.67 à 20h00.
Concentration très forte.



le même intérêt.

Ainsi, des essais préliminaires pratiqués en hiver ont montré une absence de sporulation de la mi-novembre à mars. D'avril à juin la sporulation existe, parfois assez abondante, mais les études relatives à la germination des spores nous ayant entre temps montré que les ascospores émises au printemps ne pouvaient avoir qu'un rôle infectieux très limité, nous nous sommes attaché à étudier plus en détail les périodes d'été où les vols éventuels coïncident avec un taux de germination élevé (LANIER 1968).

En regard des chiffres indiquant le nombre total de spores récoltées figurent les données météorologiques. Pour les journées détaillées heure par heure, on a reporté en 1967 les températures et les degrés hygrométriques enregistrés ainsi que la quantité globale des précipitations. Ce n'est qu'en 1969 que les données concernant les pluies ont pu être liées heure par heure aux vols de spores.

Influence des facteurs climatiques sur la dispersion des spores

Les figures V.5 à 12 montrent une correspondance quasi-absolue entre les jours où il a plu et l'apparition des ascospores. En effet il n'y a jamais de récolte d'ascospores lorsqu'il n'y a pas eu de précipitations dans la même journée ou le jour précédent. Ainsi de longues périodes, par exemple du 9 au 14 juillet 1967, du 24 août au 2 septembre 1967 ou du 13 au 24 juillet 1969 laissent apparaître une absence de précipitations et une absence exactement correspondante d'ascospores dans le piège.

En revanche les journées pluvieuses, par exemple du 18 au 21 septembre 1967 (planche V.3, C) ou du 12 au 18 août 1969 coïncident avec des vols de spores, qui se produisent soit pendant la période de pluie elle-même, soit dans les quelques heures qui suivent, parfois même le lendemain. Sur les récoltes 1967 et 1968, on a pu préciser que la forme des spores récoltées reflétait l'état hygrométrique. Lorsque celui-ci est élevé, les spores restent allongées (planche V.3, E, F, G). Elles se recroquevillent lorsqu'après quelques heures de vol, elles commencent à se

dessécher et d'autant plus rapidement que l'état hygrométrique est plus bas (planche V.3, B, C, D). Ceci rejoint une observation de GREGORY (correspondance personnelle) relative à un phénomène analogue dans le cas du Rhytisma acerinum (Pers. ex Saint Amans) Fr., très voisin du Lophodermium dans la classification systématique et possédant comme lui des ascospores filiformes. Celles-ci se recroquevillent dans l'air sec jusqu'à donner un petit peloton, alors qu'elles restent allongées dans l'air humide.

La coïncidence entre la pluie et les vols d'ascospores filiformes a été notée après HIRST (op. cit. 1953), également par PAWSEY (op. cit. 1967) dans le cas du Naemacyclus niveus. Cet Ascomycète à spores filiformes a le même habitat, les mêmes hôtes (Pinus silvestris, P. maritima) et semble-t-il une dissémination analogue à celle du L. pinastri ; nous avons reconnu à plusieurs reprises ses spores caractéristiques biséptées sur nos lames.

En 1969, nous avons bénéficié de plusieurs éléments favorables : l'expérience des années précédentes, une année particulière avec de longues périodes sèches sans spores en juillet et des périodes humides exceptionnelles de durée (il a plu chaque jour du 12 au 28 août par exemple) et enfin un pluviomètre enregistreur qui fournit avec précision l'heure et la quantité de chaque ondée.

Nous aurions pu multiplier les tableaux de résultats, mais nous avons préféré étudier en détail (figure V.11) une période pluvieuse faisant suite à une période sèche. L'examen de la figure permet de se rendre compte de la correspondance parfaite entre les pluies et les récoltes de spores. L'orage du 12 août 1969 faisant suite à cinq jours secs a débuté à 13h30 et les premières spores récoltées à 15 heures. La pluie importante de 7,4 mm, qui a duré jusqu'à 19h00 a été accompagnée et suivie de vols importants qui se sont prolongés, de moins en moins intenses pendant la nuit du 12 au 13. Il en est de même le 15, le 17 (pluie jusqu'à 4 heures du matin, récoltes importantes à partir de 5-6 heures). A noter que la pluie brève et intense du 18 août à 20 heures n'a pas donné lieu à une émission copieuse d'ascospores.

Si la relation entre capture de spores et pluie est nette, on ne peut mettre en évidence de façon aussi catégorique, comme cela a

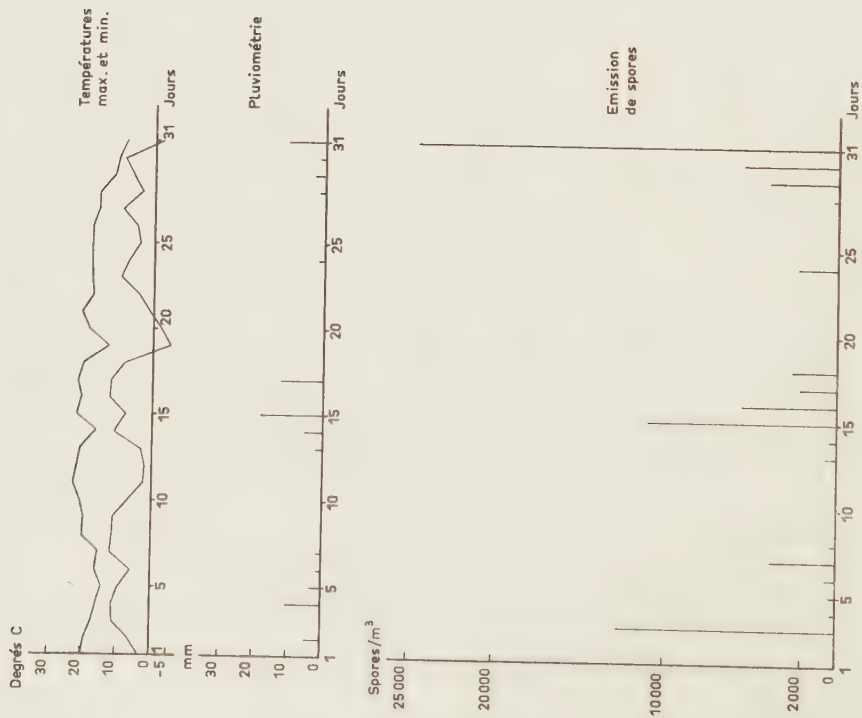


Figure V 7 RECOLTES JOURNALIERES GLOBALES D'ASCOSPORES DU
Lophodermium pinastri ET CARACTERISTIQUES METEOROLOGIQUES CORRESPONDANTES

Octobre 1967

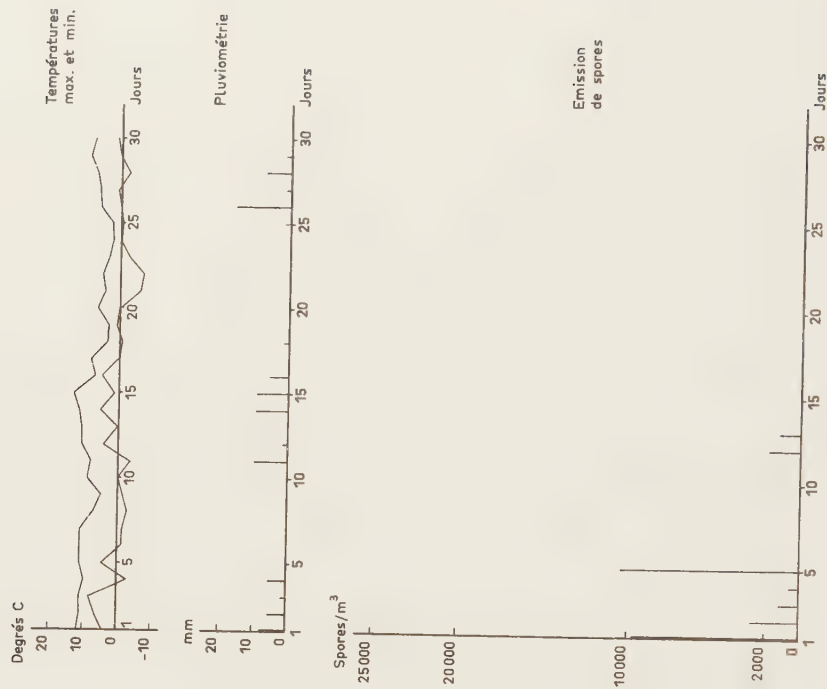


Figure V 8 RECOLTES JOURNALIERES GLOBALES D'ASCOSPORES DU
Lophodermium pinastri ET CARACTERISTIQUES METEOROLOGIQUES CORRESPONDANTES

Novembre 1967

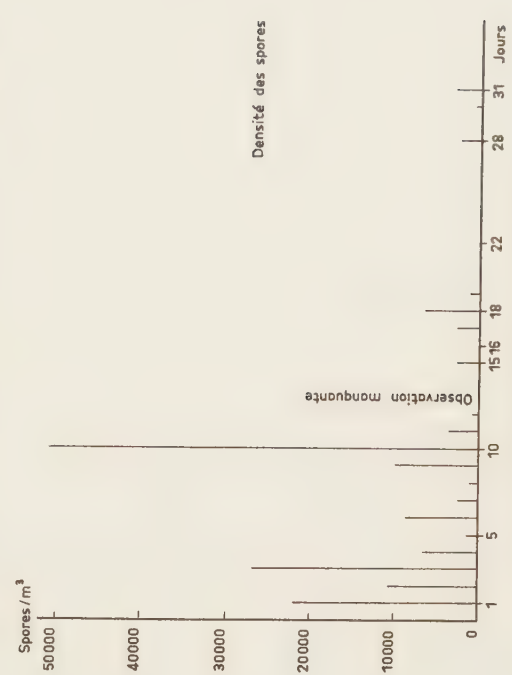
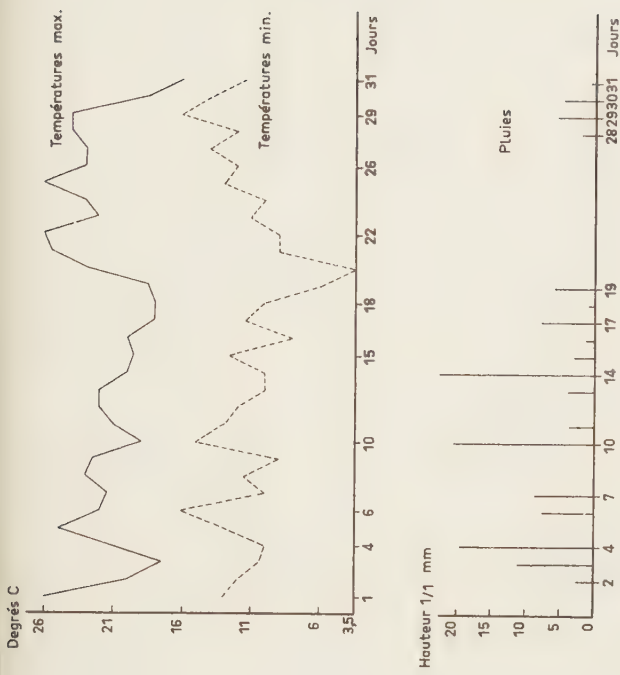


Figure V 10 RECOLTES JOURNALIERES GLOBALES EN Août 1988

ET CARACTERISTIQUES METEOROLOGIQUES CORRESPONDANTES

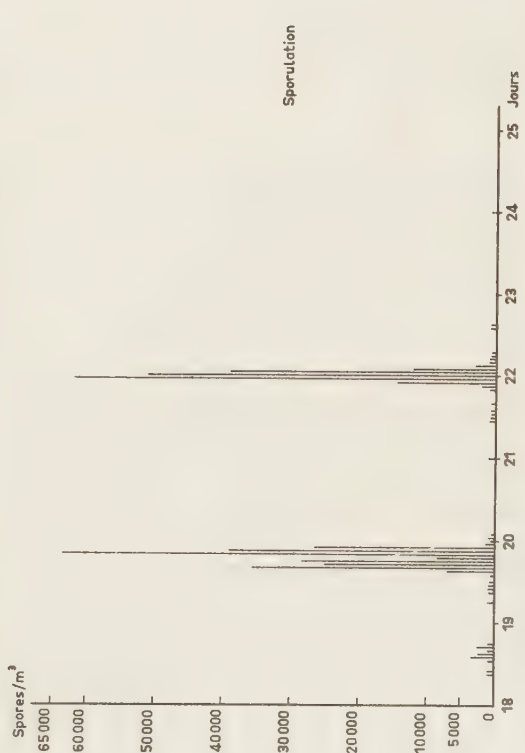
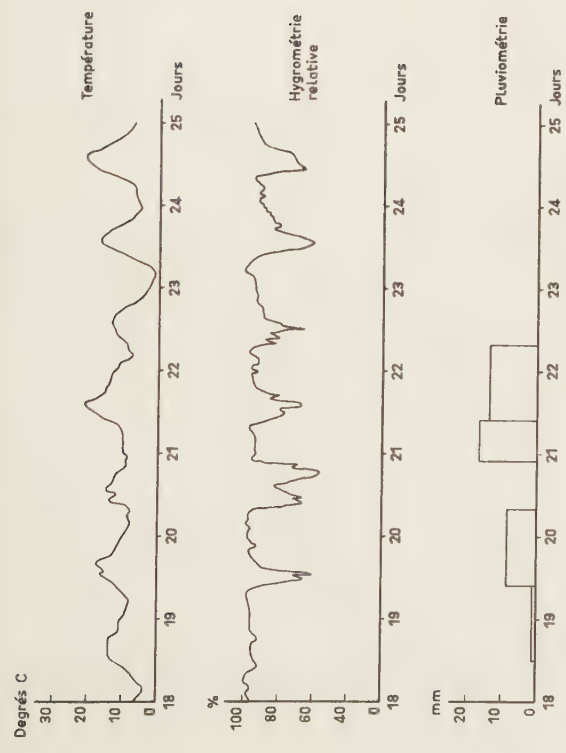


Figure V 9 CONCENTRATION D'ASCOSPORES RECOLTEES POUR LES DIFFERENTES HEURES PENDANT LA PERIODE DU 18 AU 25 Septembre 1987

été montré pour de nombreux parasites, une période de chaque journée pendant laquelle on observe un plus grand nombre de spores. Pourtant, en sommant heure par heure pour la période d'observation 1967 les quantités de spores recueillies (figure V.12), on peut noter la prédominance des heures de la première moitié de la nuit (19 à 24 heures). Ceci peut d'ailleurs être lié aux pluies d'été, souvent orageuses, survenant durant l'après-midi, et produisant après quelques heures d'humectation la dispersion des spores.

Une autre caractéristique intéressante à noter : les vols très importants (24 et 25 août 1967 ; 19, 21 et 22 septembre 1967 ; 1, 3 et 10 août 1968 ; 12, 17 et 20 août 1969, mettant en jeu plus de 10 000 spores par mètre cube, sont très rares au cours de la saison de végétation. Ils ne paraissent pas forcément liés à des pluies plus importantes en quantité que d'autres, mais font souvent suite à une période humide pendant laquelle d'humectation de la litière est parfaitement assurée. Pourtant la liaison quantitative entre l'intensité des pluies et l'importance de la récolte existe. Les 12, 17 et 20-21 août 1969 le prouvent.

L'analyse des relations entre la vitesse moyenne du vent et la récolte des spores ne montre pas de relation nette. Il est probable que les mouvements de l'air n'ont pas d'incidence directe sur le phénomène de mise en suspension des spores, quelle que soit leur importance, pour leur transport.

De même, au cours de la saison de végétation, la température de l'air ne semble pas avoir d'influence déterminante sur l'émission des spores. Toutefois, en 1967 et 1968, on constate après les premières gelées de fin octobre - début novembre que même des conditions favorables de pluviosité n'entraînent plus d'importantes récoltes de spores. A partir des 20-21 novembre, les lames ne portent plus d'ascospores ; mais cette diminution d'activité peut être considérée comme résultant du rythme annuel propre au L. pinastri, ce qui semble corroboré par le fait qu'au laboratoire il devient également difficile d'obtenir des projections d'ascospores à partir d'aiguilles conservées à 18-20°. Ce rythme peut d'ailleurs être modifié selon les années puisqu'en 1968, à la suite d'un printemps et d'un été particulièrement riches en pluies et en émissions de spores,

l'automne a coïncidé avec une diminution des récoltes, comme si les hystérothécies avaient épuisé leurs réserves d'ascospores.

5443 - Discussion et conclusion partielle

Le choix qui a été fait du piège à spores de HIRST pour les prélèvements de spores du L. pinastri a été motivé par les qualités particulières de cet appareil. Il effectue un échantillonnage continu 24 heures sur 24, pendant une saison de végétation, à condition de disposer en forêt et du personnel et du matériel nécessaires. L'échantillonnage a l'intérêt d'être isocinétique, c'est-à-dire que pour des spores suffisamment lourdes, la correction due à la vitesse du vent peut être négligée, la vitesse de succion à travers l'orifice étant constante.

De plus, les spores se déposent de façon définitive en s'étalant dans le temps tout au long d'une lame qui peut être observée dans le calme du laboratoire, l'hiver suivant la récolte et surtout cette récolte peut être reliée aux conditions météorologiques de l'instant. Enfin l'appareil fournit une estimation assez exacte du nombre de spores présentes dans un volume donné d'air, chiffre en liaison étroite avec le potentiel infectieux du champignon.

Malheureusement, l'appareillage et la méthode d'analyse des récoltes ne sont pas sans défauts.

Il y a d'abord les défauts du piège lui-même avec possibilités de pannes de l'aspiration ou même de l'alimentation en électricité. Nous avons également constaté sur quelques lames (16 juillet, 12 août et 15 septembre 1967) par suite de pluies d'orage importantes et obliques, que de l'eau avait pénétré directement par l'orifice, avait été projetée sur la vaseline qu'elle avait plus ou moins délavée. De plus, nous avons toujours constaté que les impacts de spores étaient plus nombreux au voisinage du grand axe de la lame.

Nous avons donc été contraint, au cours de l'analyse, d'éliminer certains jours, de prendre un soin particulier aux observations à certaines heures, par exemple à la période du changement de la lame, et d'échantillonner de part et d'autre du grand axe de la lame.

D'autres causes d'erreurs peuvent encore être invoquées :

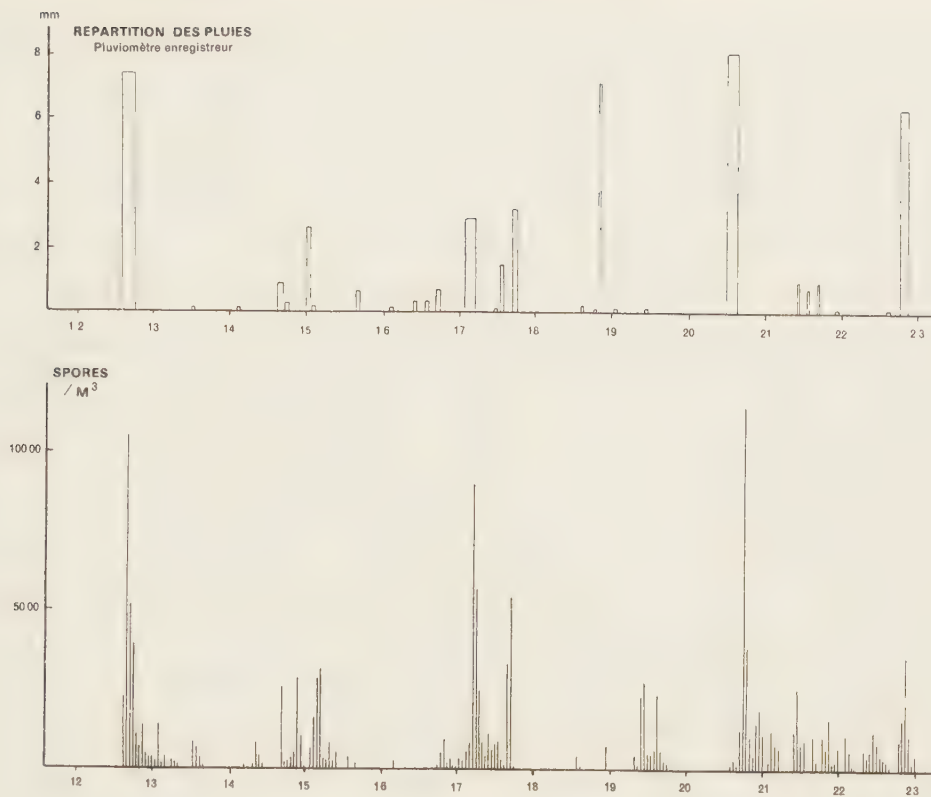


Figure V 11 CONCENTRATION D'ASCOSPORES RECOLTEES DU 12 AU 23 Août 1969

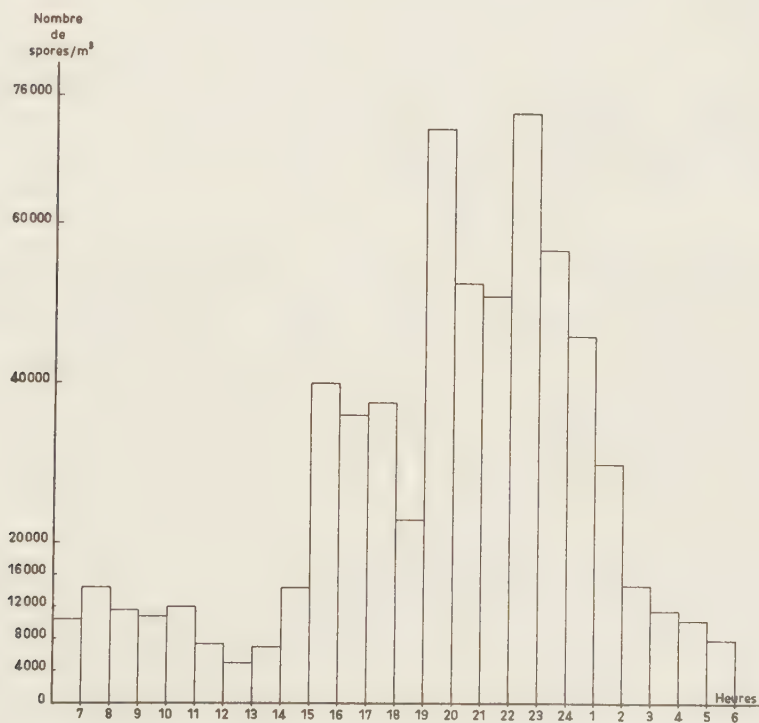


Figure V 12 VARIATION DU NOMBRE DE SPORES RECOLTEES POUR LES
DIFFERENTES HEURES DE LA JOURNEE PENDANT LA PERIODE CONSIDEREE

une fraction seulement des spores est échantillonnée puisqu'elles se libèrent surtout au niveau du sol et que notre échantillonnage est effectué à 50 centimètres. Ce risque a été signalé par INGOLD (op. cit. 1960), mais cette hauteur de récolte a été choisie intentionnellement pour sa signification biologique. Le plus grave risque d'erreur, signalé par HIRST et PAWSEY, provient d'éventuelles confusions avec d'autres spores. Notre méthode permet de reconnaître avec une bonne certitude les spores caractéristiques du L. pinastri ; mais il n'est pas impossible que des confusions aient pu se produire. Enfin lorsque les récoltes sont pléthoriques, il devient difficile de compter les spores et seuls plusieurs échantillons effectués par plusieurs observateurs permettant d'obtenir des chiffres corrects (planche V.3, E, G).

Il aurait été intéressant de disposer de plusieurs appareils réglés à la même hauteur d'échantillonnage, dans différents types de plantation : très jeune peuplement, perchis de 10-12 ans et de comparer les résultats entre eux. PAWSEY (op. cit. 1967), soumis au même problème et voulant échantillonner en forêt et hors forêt, a déplacé son appareil d'une semaine à l'autre, ce qui, à notre sens, l'empêche de conclure valablement. Car d'après nos observations, il eut suffi que le Naemacyclus se comportât comme le Lophodermium, que le temps soit sec pendant la période d'échantillonnage en forêt et pluvieux pendant la phase de récolte hors forêt pour qu'il récoltât des spores uniquement hors forêt.

Nous avons préféré, ne disposant que d'un appareil, étudier les vols de spores pendant trois années consécutives au même point et à la même hauteur d'échantillonnage. Nous envisageons de déplacer l'appareil et en conservant la même hauteur de récolte, d'étudier les vols dans une plantation immédiatement voisine qui doit être prochainement installée.

Quels que soient la longueur, les difficultés et les risques de cette analyse, nous avons obtenu des résultats très précieux au cas particulier et en accord avec les trop rares travaux d'épidémiologie consacrés aux Discomycètes.

L'influence prépondérante des pluies recoupe les observations du laboratoire sur les conditions des décharges d'ascospores. Le

pluviomètre enregistreur nous a permis en 1969 de préciser le délai nécessaire entre la chute de pluie et le maximum de dissémination. Il est estimé à 2 heures, alors que les études *in vitro* semblaient devoir conduire à un délai d'humectation plus long, de 6 à 8 heures (LANIER, AUSSENAC 1969).

545 - Conclusion générale

Notre but consistait à tenter d'éclaircir un certain nombre de points de biologie, sur lesquels les avis des auteurs différaient. Chemin faisant, des aspects nouveaux concernant les conditions de l'infection, la biologie particulière aux spores, les vols de spores filiformes et l'étroite liaison entre la présence d'ascospores du L. pinastri dans l'air et les conditions météorologiques ont été dégagés.

Ils peuvent se résumer ainsi :

- la réussite des infections exige un inoculum sous forme d'ascospores viables, un état hygrométrique élevé, un hôte sensible et des portes d'entrée, généralement stomatiques ;
- les conditions concernant la viabilité des spores, et en particulier un pourcentage élevé de germination, sélectionnent celles qui sont libérées lorsque la température avoisine 20°, lorsque l'état hygrométrique est élevé ; il est en outre nécessaire qu'elles trouvent un film liquide sur leur support et qu'elles soient issues d'hystérothécies nouvellement formées ;
- la dissémination, le vol des spores en grandes quantités sont en outre conditionnés très étroitement par les chutes de pluie, qui sont elles-mêmes en liaison avec l'élévation de l'état hygrométrique.

En combinant toutes ces conditions, en ajoutant que leur poids relativement élevé, la plage de départ (niveau du sol) d'où elles sont pour la plupart libérées, ne facilitent pas leur vol, on comprendra que la maladie du "Rouge des Pins" se manifeste surtout :

- dans les climats aux étés humides ;
- à la suite des années où la période juillet-août-septembre est pluvieuse ;
- sur les jeunes pins de moins de cinq à six ans.

Ces données nous seront très précieuses lorsqu'après avoir défini les conditions du développement mycélien, nous aborderons les différents procédés de lutte que l'on peut envisager.

"L'Ecologie est l'étude de l'interaction des organismes avec leur milieu, y compris les autres organismes faisant partie de ce milieu. Les relations hôte-parasite ... sont donc un cas particulier d'un phénomène très large et peuvent être considérées avec profit du point de vue écologique".

STANIER R.Y. et al.

Microbiologie générale.

Masson éd., Paris, p. 469, 1966.

Chapitre VI - ECOLOGIE

60 - Introduction

L'Ecologie, définie comme l'étude des rapports des êtres avec leur milieu et appliquée à un champignon, comporte d'abord l'étude de son comportement lorsque les conditions physico-chimiques auxquelles il est soumis sont modifiées. Si l'on en croit STANIER, les relations hôte-parasite traitées dans les deux précédents chapitres représentent un cas particulier du phénomène fondamental et très large des interactions des organismes avec leur milieu. Peut-être plus intéressante encore, dans le cas d'un champignon parasite, serait son étude "mycosociologique", adjectif construit sur le modèle de "phytosociologique", c'est-à-dire l'étude des résultats des effets réciproques des champignons colonisant le même support. En aucun cas, les travaux, même si tous les phytopathologistes se consacraient à un seul parasite, ne sauraient être complets, car la composition du support habité et consommé, elle-même sous la dépendance de l'espèce végétale en cause, de la composition minérale et organique du sol, du climat, du mode de traitement sylvicole, commande en partie la composition de la mycoflore, elle-même soumise aux facteurs physico-

chimiques et biologiques du lieu d'étude.

On peut néanmoins, en définissant avec la plus grande précision possible les conditions de chaque essai, tenter de cerner les caractères d'une espèce parasite et de définir ses rapports avec un certain milieu, en pensant logiquement que dans un milieu comparable, les résultats obtenus par les mêmes méthodes seraient très voisins.

Le L. pinastri présente, en tant qu'objet d'une telle étude, un intérêt considérable. Il suffit pour s'en rendre compte de consulter à nouveau la carte de sa distribution mondiale. Elle couvre une surface telle qu'on peut dire que peu d'espèces ont une répartition géographique aussi étendue. Cette souplesse écologique ne va pas néanmoins sans écueils et l'étude des facteurs du milieu, en permettant de comprendre leur influence sur les gradations du parasitisme, peut déboucher sur des applications pratiques intéressantes.

Nous avons recherché et défini jusqu'à présent les causes favorisant le développement du L. pinastri. Elles peuvent se résumer : hôte adapté, affaibli, avec tout ce que ceci comporte de vague et de complexe, inoculum abondant, conditions optima pour la maturation des spores, leur dissémination, l'infection.

L'objet du présent chapitre consistera à approfondir nos connaissances sur une phase fondamentale de son cycle, à savoir sur la phase mycélienne, au cours de laquelle le L. pinastri colonise, consomme et à un certain moment se résoud à nouveau en propagules, malgré l'hôte et grâce à lui, malgré les adversités ou grâce à elles, malgré les concurrents biologiques ou grâce à eux.

ETUDE DES CONDITIONS DE CROISSANCE MYCELIENNE.

61 - Première partie : Mycélium du L. pinastri, seul, soumis à des conditions ne faisant varier en principe qu'un facteur à la fois.

610 - Introduction

Bref rappel des principes de l'expérimentation biologique.

Les nécessités de l'analyse des phénomènes biologiques, liées à la notion intuitive du déterminisme, laissent peu de chances au pathologiste forestier pour s'enfoncer assez profondément dans l'étude d'un seul microphénomène, afin de pouvoir le déclancher à nouveau à volonté. La complexité de la matière vivante qu'il étudie et surtout les interactions avec les autres êtres vivants qui côtoient son matériel d'étude, l'obligent souvent à envisager globalement les phénomènes, en laissant le soin à d'éventuels successeurs, plus patients ou plus habiles, de décomposer encore ses résultats globaux. Perpétuellement obligé d'aller du général au particulier puis de faire la somme des évidences particulières pour tenter de remonter à un général en forme de loi, le biologiste doit se méfier constamment et n'extrapoler qu'avec prudence ses résultats partiels.

Pourtant, en microbiologie par exemple, certaines méthodes sont utilisées depuis suffisamment longtemps pour être sûres, d'emploi tout au moins. Elles le sont beaucoup moins lorsque l'on veut conclure et les exemples que, relativement à notre matériel, nous allons donner, nous montreront la nécessité d'une grande prudence dans les déductions.

Après avoir indiqué les sources du matériel vivant utilisé, nous en définirons par l'observation et expérimentalement les principales caractéristiques. Puis nous le soumettrons à diverses conditions de milieu, en faisant varier la composition du substrat et les données physiques.

611 - Matériel et méthodes

6111 - Sélection des souches

Depuis 1961, un certain nombre de souches ont été constituées par isolement selon des procédés variés. Quelques-unes ont été abandonnées, la plupart conservées par repiquage à intervalle moyen

de trois mois° et parmi ces dernières, un choix a été fait de matériel étudié plus à fond.

Le tableau VI.a indique l'origine et la nomenclature des plus récentes d'entre nos souches.

° La conservation au réfrigérateur à 4° est très bien supportée par le L. pinastri (cf. HAACK).

Tableau VI.a : PRINCIPALES SOUCHES TESTÉES DU LOGAN DEKMIUM PINASTRI

F*	Date d'isolement	Origine	Observations
	21.03.1966	Microflore aiguilles Haguenau	Marge noire cf. 220
	15.02.1967	<u>Pinus silvestris</u> des Barres	Isolé d'aiguilles à Leptostroma
}	juillet 1967	Isolement monoasques (Muséum) <u>Pinus silvestris</u>	Obtenus par micro-manipulation (chambre à huile)
	sept. 1966	<u>Pinus resinosa</u> Québec	Projection d'ascospores
	<u>1949</u>	Souche de BAARN	= CBS 324.50
	inconnue	Laboratoire Professeur ZYCHA	cf. article ZYCHA - COSTONIS
	15.02.1967	<u>Pinus silvestris</u> des Barres	Isolé d'aiguilles à Leptostroma
	22.07.1967	<u>Pinus pinea</u> Beit-Meri	Envoi Docteur FASSI Allure particulière
	2.03.1967	<u>Pinus silvestris</u> Haguenau	Isolement forme mycélienne
	2.03.1967	" " "	Taches jaunes sur aiguilles
	8.08.1967	" " "	Germinations actives d'ascospores
	11.10.1967	" " "	" " "
	28.08.1968	" " "	" " "

* Laboratoire de Pathologie forestière.

Les trois souches sur lesquelles a porté l'essentiel des études sont :

LPF n° 165 = BAARN

LPF n° 139

LPF n° 1710

La raison principale de cette sélection est la connaissance progressive que nous avons eue de chacune de ces souches. Lorsqu'on s'est en effet "habitué" pendant quelques années à voir se développer telle ou telle souche, on repère immédiatement les modifications de sa croissance, lorsque l'une des conditions habituelles change. Une autre raison, très importante dans le cas particulier du L. pinastri, provient du doute quant à l'identité spécifique des isolats obtenus dans des conditions imparfaitement contrôlées : en effet, les deux principales méthodes d'isolement sont d'une part la projection d'ascospores suivie de germination, puis repiquage du mycélium obtenu. Le risque est alors, la croissance du L. pinastri à partir des ascospores étant faible au début, de voir une des nombreuses spores étrangères tombées sur le milieu parmi les ascospores germer et son mycélium dépasser celui du L. pinastri. C'est ensuite le champignon indésirable qui est isolé et étudié. La seconde méthode, plus délicate encore, est un isolement direct à partir du mycélium inclus dans une aiguille de Pin. Là aussi, parmi les différents isolats obtenus, il faut sélectionner les véritables L. pinastri.

L'opération est rendue délicate par le caractère relativement variable du mycélium d'une souche à l'autre, ainsi que LANGNER (1933) l'avait noté depuis longtemps, en partant d'ascospores. D'autre part et malheureusement, le mycélium du L. pinastri ne conduit pas à des fructifications parfaites en culture, ce qui oblige, pour vérifier son identité, à obtenir des formes Leptostroma par mise en présence de mycélium soupçonné d'appartenir à l'espèce L. pinastri avec des aiguilles stérilisées.

Cette opération est longue et une fois l'identité d'une souche certaine, on conserve celle-ci précieusement, car elle sert également de base pour la sélection et la reconnaissance d'autres Lophodermium au stade mycélien.

6112 - Choix des milieux de culture et influence sur la croissance

Pour les besoins de l'entretien des souches ou pour des études particulières, il était nécessaire de choisir un milieu de référence groupant d'indispensables qualités. Les nécessités d'une régularité de composition garantie par le fournisseur, d'une bonne polyvalence permettant la culture d'un grand nombre d'espèces, en particulier au cours des expériences de confrontation, d'un pH assez bas pour simuler les conditions d'une litière de Pin sylvestre, ont conduit à choisir la gélose au maltéa°, notée MA.

° Bacto Malt Agar. Difco Laboratories.

Formule par litre : Malt extract Difco, 30 g ; Bacto Agar, 15 g. (pH 5,5 à 25°).

Dans le but de comparer les croissances sur différents milieux, on a utilisé également :

- Un milieu de base identique MA, auquel était ajouté de l'extrait de levure (6 g par litre). (Milieu noté MAY).

- Divers types de milieux à base naturelle, c'est-à-dire faisant intervenir en premier lieu des aiguilles de Pin sylvestre :

- + Le plus simple, constitué par des aiguilles vertes ou en cours de brunissement, stérilisées par exemple en flacons d'Erlenmeyer. Pour conserver par la suite les champignons sur ces aiguilles, on a maintenu une certaine humidité en humectant de la perlite mélangée aux aiguilles.

- + Pour donner une consistance plus ferme, on a également mis en suspension des aiguilles dans l'eau gélosée à 2 % d'un Erlenmeyer et passé le tout à l'autoclave (120° pendant 30 minutes).

- Divers extraits des substances solubles dans une solution saturée de chloroforme dans l'eau ont été également utilisés.

- Enfin, dans une étude biochimique approfondie entreprise au CANADA avec HUBBES (LANIER, HUBBES 1968), nous avons fait varier la composition du milieu de culture de différentes façons, en incorporant aux milieux de base des extraits d'aiguilles obtenus à l'aide de divers solvants ; nous avons utilisé dans ce cas précis les deux souches 162 et 165.

Nous avons également profité de nos relations suivies avec P. JOLY pour établir des comparaisons entre la vitesse de croissance estimée en boîte de Pétri et celle observée linéairement dans des tubes fins et très longs, qui permettent l'observation et les mesures pendant plusieurs semaines.

612 - Résultats

Les résultats sont exprimés par des courbes indiquant en ordonnée les dimensions atteintes par les colonies, mesurées en centimètres sur deux diamètres perpendiculaires et en abscisse le nombre de jours d'observation. Ces périodes se limitent à trois semaines environ, la colonie atteignant alors les bords de la boîte de Pétri.

Les résultats de croissance linéaire sont exprimés en millimètres en fonction du nombre de semaines portées en abscisse.

- La figure VI.1 nous montre que l'effet du vieillissement des souches est très faible sinon nul d'une année sur l'autre.

- La température joue en revanche un rôle considérable : (fig. VI.2) la croissance est pratiquement nulle à 4° mais cette température n'est pas létale. Cette observation a d'ailleurs permis de conserver les souches au réfrigérateur sans dommage apparent pour elles.

La croissance est nulle également au-dessus de 31°, mais par l'effet du dessèchement du milieu, la culture elle-même arrive à se scléroser et ne pousse plus, même ramenée à 20°. Pourtant si l'on maintient en étuve à hygrométrie élevée la température de 31° pendant 4 jours, la croissance reprend lorsqu'on ramène la culture à 20°. La température de 31°, qui est létale pour les spores, ne l'est donc pas pour le mycélium. A 40° pendant 4 jours, le mycélium, même maintenu en atmosphère saturée, ne pousse plus, lorsqu'il est ramené à 20°.

L'optimum pour la vitesse de croissance se situe vers 19-20°, pour la souche 1710. A 23°, température classiquement adoptée dans nos autres essais, la croissance est très voisine de l'optimum (voir courbes 19°, 21°, 23° de la fig. VI.2).

- L'influence de l'hygrométrie dans la gamme des températures les plus favorables semble faible. On voit pourtant (fig. VI.3) qu'il y a toujours avantage à maintenir un état hygrométrique élevé au-dessus des cultures. La vitesse de croissance est sensiblement la même, mais le démarrage de la culture est plus rapide.

- Les différentes souches isolées manifestent des croissances différentes. Elles peuvent néanmoins se grouper par origines. (fig. VI.4 et VI.5). Ainsi les souches 1080, 1710 et 2280 obtenues dans des conditions semblables ont toujours manifesté, au cours des essais qu'elles ont subis, des croissances comparables, aussi bien en boîte de Pétri qu'en croissance linéaire.

En revanche, un tableau d'analyse des vitesses de croissance linéaire permet d'exclure de l'espèce L. pinastri une souche (932) qui, bien qu'isolée à partir d'aiguilles présentant des symptômes du Rouge, ne nous avait jamais conduit à des fructifications du Leptotroma, lorsque nous l'inoculions à des aiguilles stérilisées.

Or le tableau VI.b montre que, contrairement à toutes les autres souches, la vitesse de croissance de la souche 932 est plus

Figure VI 1 EFFET DU VIEILLISSEMENT

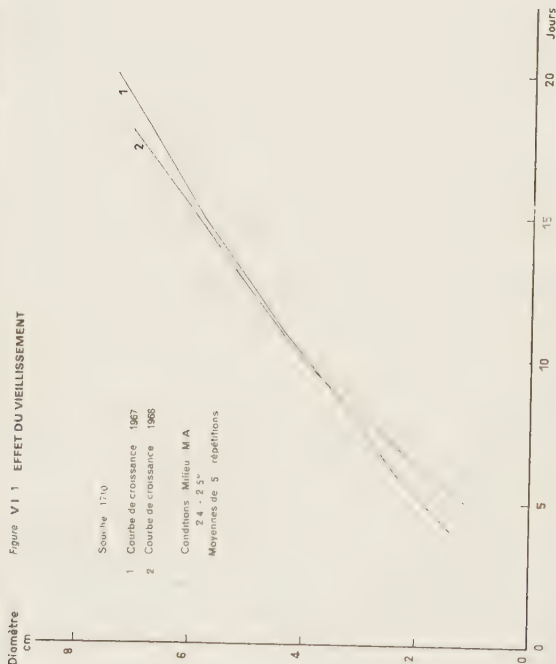


Figure VI 3 EFFET DE L'HUMIDITE

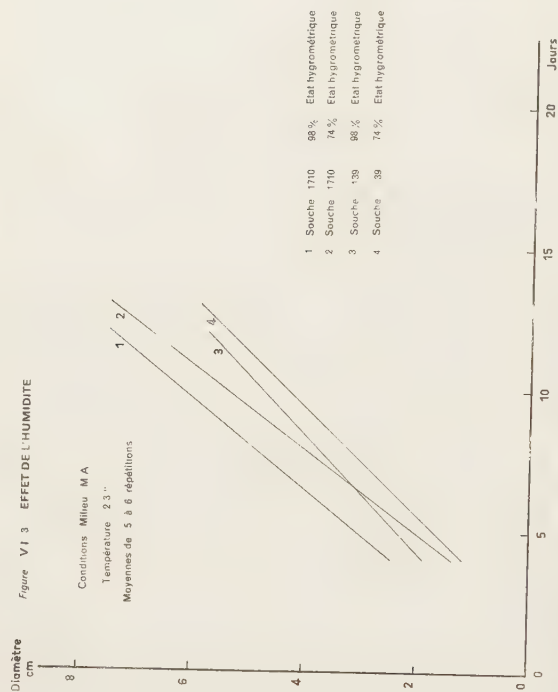


Figure VI 2 EFFET DE LA TEMPERATURE

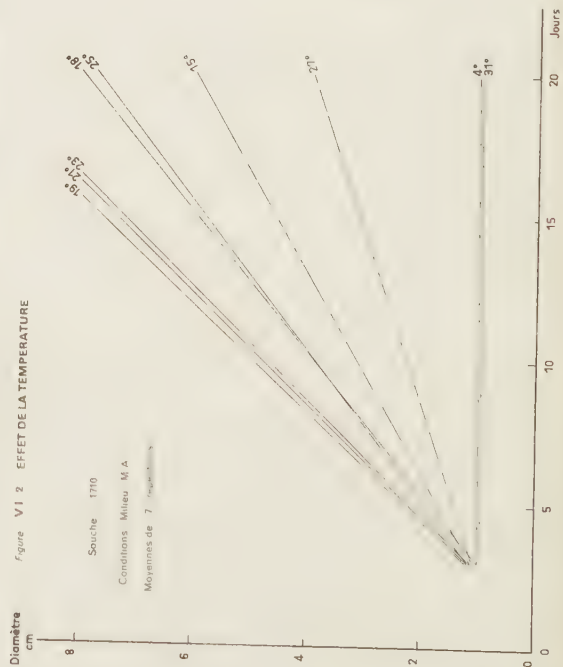


Figure VI 4 CROISSANCE DE DIFFERENTES SOUCHES

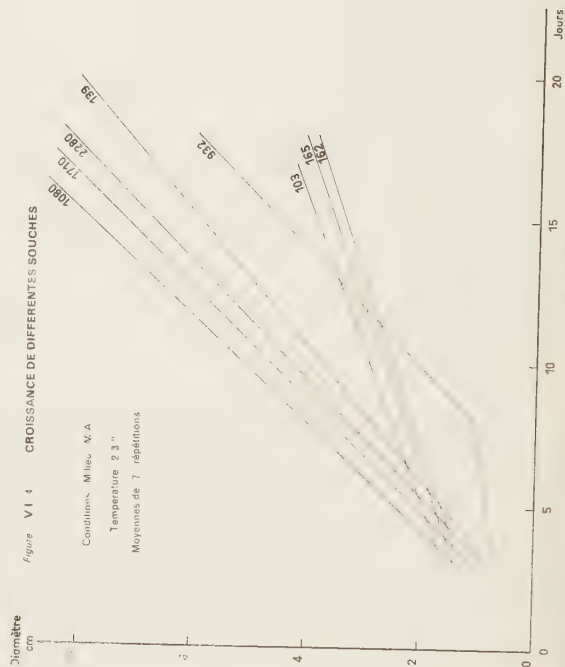


Figure V1 5 CROISSANCE LINEAIRE

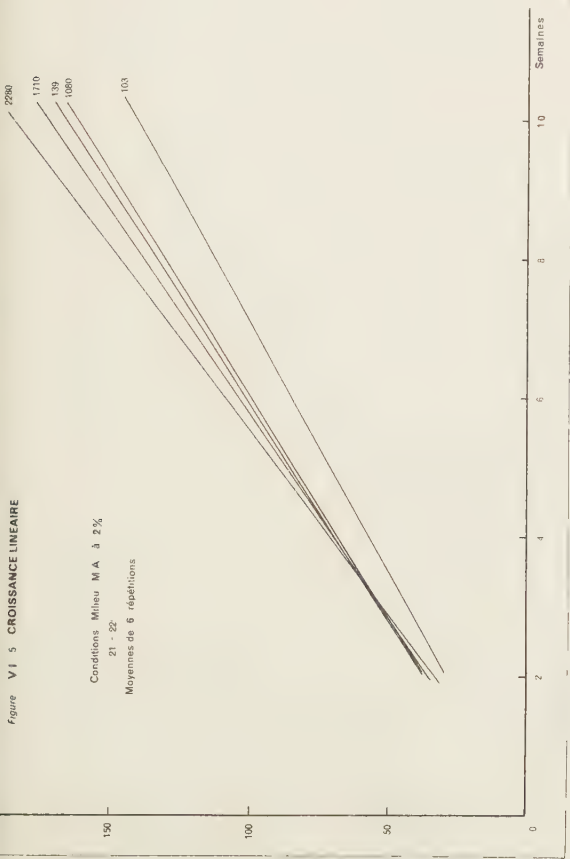


Figure V1 7 EFFET SOUCHE MILIEU

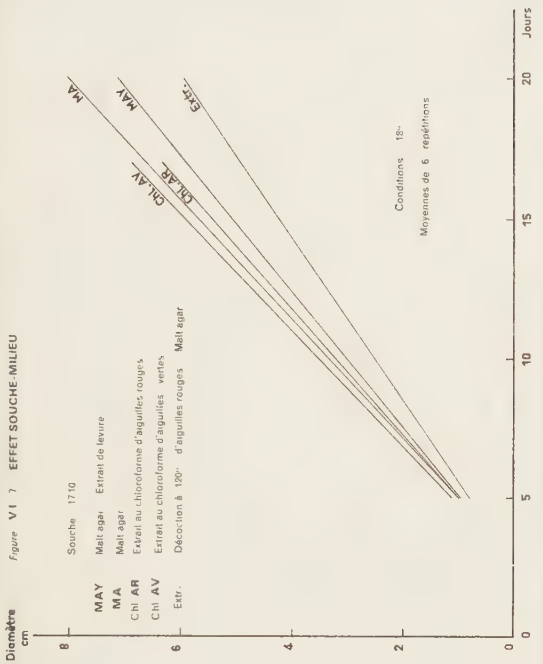


Figure V1 6 EFFET DU MILIEU DE CULTURE

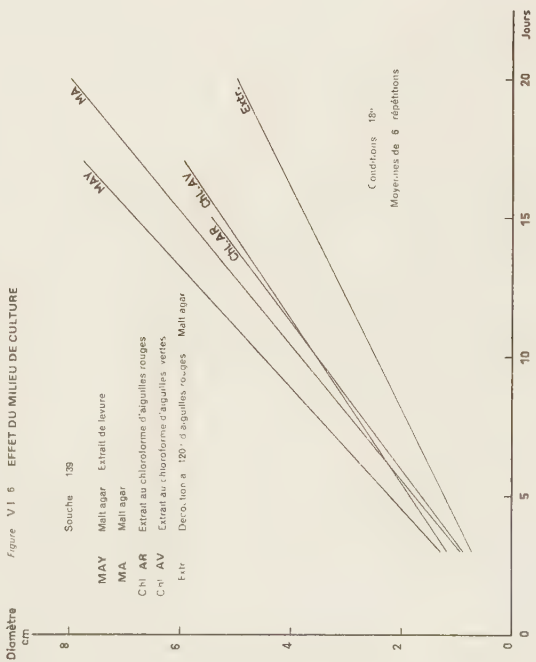


Figure V1 8

INFLUENCE DES EXTRAITS DU PIN SYLVESTRE ET DU PIN WEYMOUTH SUR LA CROISSANCE DU *Lophodermium pinastri*

Str. no 165

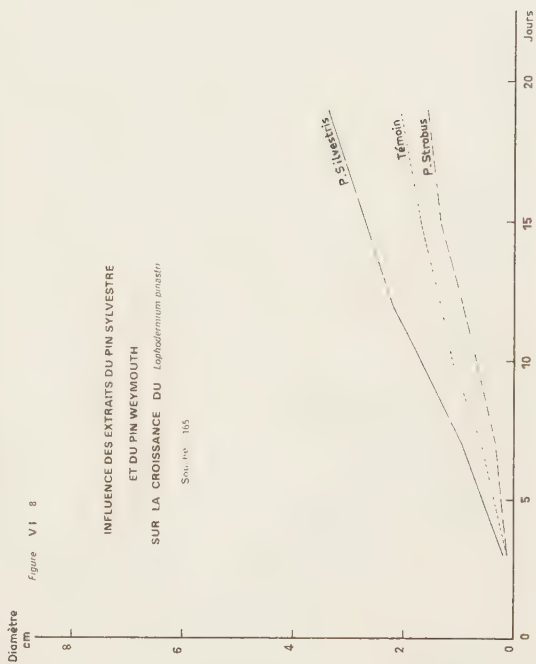


Tableau VI.b : VITESSES DE CROISSANCE LINEAIRE A DIFFERENTES TEMPERATURES

	21-22°	24-25°	27-28°	30-31°
OUCHES				
39	$V = 18,855 \pm 6,140$	$V = 16,725 \pm 5,777$	$V = 6,890 \pm 3,712$	$V = 0$
03	$V = 15,835 \pm 5,621$	$V = 14,915 \pm 5,460$	$V = 7,740 \pm 3,934$	$V = 0$
080	$V = 18,145 \pm 6,024$	$V = 15,635 \pm 5,590$	$V = 7,825 \pm 3,694$	$V = 0$
710	$V = 19,685 \pm 6,274$	$V = 17,785 \pm 5,961$	$V = 6,540 \pm 3,617$	$V = 0$
280	$V = 21,105 \pm 6,498$	$V = 18,430 \pm 6,068$	$V = 7,565 \pm 3,889$	$V = 0$
32	$V = 11,595 \pm 4,812$	$V = 16,870 \pm 5,805$	$V = 8,975 \pm 4,236$	$V = 0$

grande à 24-25° qu'à 21-22°. Cette méthode permettrait donc d'étayer des ségrégations de souches dans les cas fréquents de champignons ne fructifiant pas en culture.

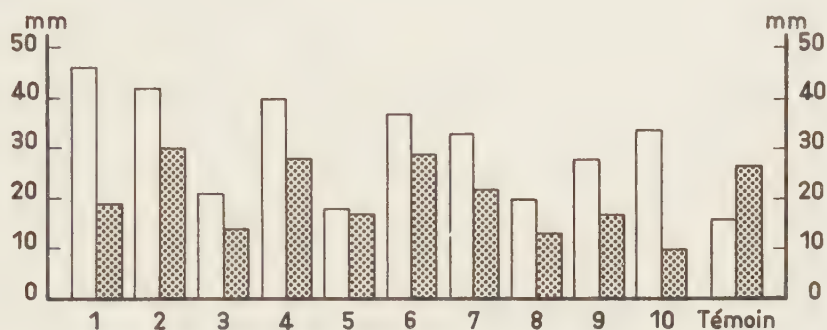
- Le milieu de culture joue normalement un rôle considérable vis-à-vis de la vitesse de croissance mycélienne. Les figures VI.6 et VI.7 représentent les courbes correspondant aux souches 139 et 1710 sur différents milieux, toutes autres conditions identiques. On note que le milieu au maltéa entraîne toujours une croissance régulière, pratiquement la même pour les deux souches. En revanche, elles réagissent différemment aux adjuvants que nous avons utilisés : la souche 139 semble avoir besoin des substances nutritives et vitamines contenues dans l'extrait de levure, alors que la souche 1710 préfère l'extrait au chloroforme provenant d'aiguilles vertes. L'extrait obtenu par décoction de vieilles aiguilles entraîne une inhibition importante chez les deux souches.

Parmi les courbes de croissance obtenues au CANADA, nous en avons sélectionné deux groupes, d'une part celles qui expriment le gain considérable de croissance obtenu par rapport à un témoin en ajoutant au milieu de la poudre d'aiguilles vertes de Pin sylvestre. La même addition de poudre d'aiguilles de Pin Weymouth entraîne une inhibition (fig. VI.8). Nous avons fait figurer d'autre part un histogramme des vitesses de croissance obtenues avec différentes fractions extraites de la poudre d'aiguilles (partie neutre). On notera la complexité du schéma, certaines fractions inhibant le développement du champignon, d'autres le favorisant et ceci que l'on s'adresse à une souche canadienne du Lophodermium pinastri ou à une souche européenne. Pourtant la souche canadienne s'adapte manifestement mieux aux extraits du Pinus strobus, qui pour la plupart inhibent la souche européenne (fig. VI.9).

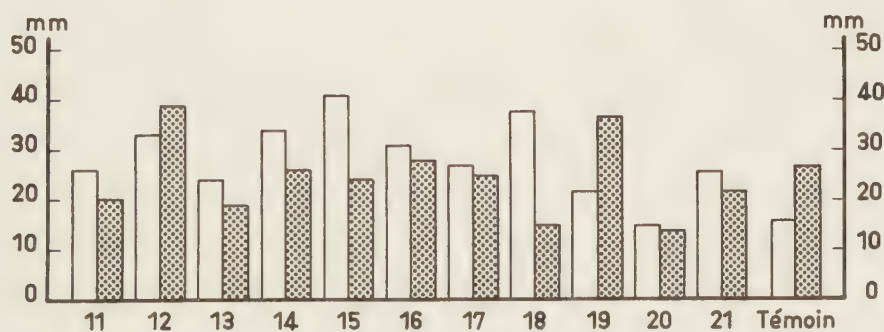
613 - Discussion

Bien qu'inapplicables directement aux conditions de la nature, ces études de la croissance mycélienne sont très intéressantes

Figure VI 9



CROISSANCE SUR DES FRACTIONS DE LA PARTIE NEUTRE EXTRAITE DU PINUS STROBUS



CROISSANCE SUR DES FRACTIONS DE LA PARTIE NEUTRE EXTRAITE DU PINUS SILVESTRIS

□ L. Pinastri Quebec
 ▨ L. Pinastri Baarn

pour de multiples raisons : elles permettent d'abord de différencier aisément les souches autrement que par l'aspect, l'air d'être caractéristique dans le cas du L. pinastri.

Elles auront en outre permis, par l'étude de l'influence de la température, de comprendre certains aspects particuliers de la vie du Lophodermium. Ainsi l'absence de croissance aux températures basses permet de justifier l'observation connue de la limitation de ce champignon à partir des latitudes élevées et des hautes altitudes. Il y existe sans être suffisamment abondant et actif pour causer des dégâts sérieux. A l'opposé, l'influence des températures élevées (létales à partir de 40°) permet de comprendre pourquoi ce champignon est si peu important dans les zones intertropicales, où pourtant vivent divers Pins. On ne retrouvera le L. pinastri que lorsque l'altitude viendra corriger l'effet de la latitude (plateaux du Kenya par exemple).

Le blocage provisoire de la croissance à basse température et la reviviscence aux températures moyennes permettent également d'expliquer le phénomène bien connu du développement explosif du "Rouge cryptogamique" au printemps. Les infections de la fin de l'été et de l'automne précédent donnent naissance à de petits pelotons mycéliens, à peine visibles en taches dorées ou violacées sur les aiguilles à l'entrée de l'hiver. En surveillant de telles taches, on les voit s'étendre considérablement aux premières chaleurs du printemps, ce qui a pu faire croire à certains auteurs (JAHNEL, JUNCHANS 1958 ; LUTHARDT 1968) à une forte infection printanière, qui est douteuse, compte tenu de nos certitudes sur la rareté des voils de spores et le faible pouvoir germinatif à cette époque de l'année (chap. V).

Les études concernant l'état hygrométrique présentent moins d'intérêt, compte tenu de l'évidence d'un état hygrométrique favorable dans les aiguilles en nature. Pourtant l'inhibition due à la sécheresse doit limiter le développement du L. pinastri dans les pays secs ou sur les sols filtrants, ce qui peut expliquer la rareté des cas d'attaque du "Rouge cryptogamique" en région méditerranéenne ou dans nos plantations de Pin sylvestre sur alluvions sableuses.

Les travaux se rapportant aux milieux de culture restent de loin les plus importants, en particulier parce qu'ils débouchent sur quantité d'applications dans les problèmes pathologiques posés par la résistance et dans les domaines génétiques et biochimiques. SCHÜTT a en effet noté à plusieurs reprises qu'il y avait une corrélation entre la vitesse de croissance du mycélium du L. pinastri lorsqu'on ajoutait au milieu des extraits de Pins d'espèce ou de provenance différente et la sensibilité et nature de ces mêmes Pins. Il en a déduit (SCHÜTT 1964 d, 1966 b) des méthodes de sélection pour les provenances. Certains de nos résultats confirment ces expériences. Mais nous avons tenu à aller plus loin en fractionnant les extraits d'aiguilles jusqu'à isoler biochimiquement des corps influant directement sur la croissance du L. pinastri (LANIER, HUBBES 1968). Ce travail nous a permis de noter la complexité de ces phénomènes d'inhibition ou d'accélération des croissances. Nos conclusions provisoires sont que l'on peut isoler des constituants chimiques à partir des aiguilles d'arbres vivants, qui favorisent la croissance de leurs parasites. D'autres constituants, présents dans les aiguilles vivantes des arbres, inhibent la croissance d'une souche de champignon ne vivant pas normalement sur l'espèce en cause (souche européenne 165), alors qu'ils favorisent la croissance d'une autre souche de la même espèce parasite, mais vivant normalement sur l'espèce considérée (souche canadienne 162).

Ces conclusions, tirées d'un exemple particulier, peuvent éventuellement être d'application générale et conduire à une meilleure connaissance des races de parasites d'après leur comportement en présence d'extraits de leurs hôtes possibles. Nous avons montré en effet (LANIER 1967) que bien qu'indistinctes sur le plan morphologique, les races du L. pinastri de part et d'autre d'un océan pouvaient présenter certaines tendances morphologiques qui prouveraient une possibilité d'adaptation à ces hôtes nouveaux, donc qui feraient tomber en synonymie des espèces différenciées selon des critères insuffisants : Lophodermium nitens Darker par exemple. Nous avons noté que la fructification du L. pinastri européen, vivant normalement sur le Pinus silvestris, adopte parfois, lorsqu'elle s'installe - difficilement d'ailleurs -

sur le Pinus strobus une position subcuticulaire.

Nos collègues canadiens, auxquels nous avons suggéré ces expérimentations, tentent actuellement des inoculations croisées, faisant intervenir les différentes souches, races ou espèces de Lophodermium, sur les différentes essences susceptibles de les héberger.

62 - Deuxième partie : Confrontations - Concurrence. Mycélium du L. pinastri cultivé en association avec d'autres éléments de la mycoflore des aiguilles.

621 - Revue de la littérature

Des recherches méthodiques complètes, comme celles conduites par CHESTERS (1950) dans le cas des ascomycètes colonisateurs des écorces ou par MANGENOT (1952) dans le cadre de la décomposition progressive des troncs morts de différents feuillus, figurent parmi les trop rares exemples de travaux à mener à bien pour élucider le problème des successions fongiques ou bactériennes. Les observations de la majorité des auteurs, chaque fois qu'une matière vivante abandonnée par les plantes doit être "recyclée", c'est-à-dire décomposée en éléments plus simples à nouveau assimilables, consommés soit par d'autres agents de décomposition, soit par des plantes, s'accordent pour faire état de successions, de chaînes dont les populations évoluent à la fois qualitativement et quantitativement.

Dans le cas des litières, certains travaux récents (GUITTET 1967) se situent dans un cadre écologique trop éloigné du nôtre - typiquement forestier - pour être applicables. Pourtant les travaux britanniques (KENDRICK, BURGESS 1962 ; HAYES 1965, 1967) consacrés à la litière du Pinus silvestris et bien que se préoccupant de microflore sous peuplements adultes, permettent d'intéressantes comparaisons et ouvrent des voies de recherches complémentaires sur les différents types et vitesses de décomposition, sur les relations entre la mycoflore et l'ancienneté des peuplements (à la fois sous l'angle de l'âge propre et de la présence plus ou moins ancienne dans le situs)

et, pour ce qui nous concerne plus directement, sur les liaisons des éléments de la mycoflore entre eux et vis-à-vis de leur support.

KENDRICK et BURGESS (op. cit.) ont mis l'accent sur plusieurs faits importants :

- l'influence de la méthode d'analyse sur ses résultats ;
- les différences de composition des populations selon les couches (layers) successives que l'on peut distinguer dans la litière du Pin sylvestre ;
- l'évolution des microflores au cours de l'année ;
- le rôle fondamental comme colonisateur primaire joué par le L. pinastri, bien qu'une erreur manifeste se soit glissée dans leur texte sur la date d'infection. Ils estiment à 40 % le pourcentage d'aiguilles infectées (au printemps ?) par le L. pinastri.
- enfin la probabilité pour que leurs études conduites en un lieu particulier ne soient pas directement applicables à d'autres conditions géographiques.

Après avoir rappelé le petit nombre relatif d'études consacrées à cette question (dont KENDRICK et BURGESS 1962), HAYES (1965, 1967), travaillant dans un peuplement d'environ 150 ans, signale que ses premiers travaux avaient lieu dans de jeunes plantations dont la microflore du sol n'était probablement pas encore stabilisée. Sa contribution, résumée ici, se rapporte à une forêt (Black wood of Rannoch) d'environ 70-80 ans.

Des échantillons, récoltés chaque semaine, subissent trois types de traitements : ils sont soit disposés directement sur de la gélose au malt à 2 %, soit mis en chambre humide stérile, soit enfin stérilisés préalablement en surface (NO_3 Ag à 0,1 %) puis déposés sur la gélose au malt. Les champignons qui se manifestent sont isolés, puis identifiés. Le but de la troisième méthode -stérilisation en surface- est d'éviter d'obtenir régulièrement les espèces à croissance rapide et à sporulation abondante, telles que les Mucor, les Penicillium ou les Trichoderma.

Les isolements directs ont fourni 120 espèces parmi lesquelles 11 sont très communes (Mucor hiemalis, Penicillium spinulosum,

Graphium sp. et Trichoderma viride, les 4 plus fréquentes). La microflore plus "profonde" est moins variée et 11 espèces fournissent à elles seules plus de 70 % des isoléments. Mucor hiemalis disparaît tandis que le Graphium sp. et Trichoderma viride deviennent les plus fréquents. On trouve en plus Desmazierella acicola sous la forme conidienne Verticicladium trifidum.

Les résultats obtenus sont, en gros, en accord avec ceux de KENDRICK et BURGESS (1962), à savoir qu'une litière nouvellement formée est colonisée par quelques rares champignons suivis par un grand nombre d'espèces secondaires. Toutefois ces auteurs ont trouvé que le Fusicoccum bacillare et le Pullularia pullulans étaient très importants comme colonisateurs des litières fraîches ; nous verrons que la première espèce semble peu importante dans notre cas.

L'interprétation que donne HAYES des différences de successions fongiques (champignons dominants) selon l'âge des forêts ou les régions (différences avec KENDRICK), conduirait à attacher plus d'importance aux facteurs du microclimat - qui agissent incontestablement sur le rythme de croissance et la sporulation - et à la maturité de la mycoflore, - qui dépend d'après lui du temps de vie commune avec l'espèce forestière dominante - plutôt qu'aux propriétés chimiques de la litière. KENDRICK assure qu'un succès des premiers colonisateurs produit des substances fongistatiques qui sélectionnent les organismes secondaires. Il est probable qu'une part de vérité réside dans chaque hypothèse.

CHWALINSKI (1967), de son côté, a étudié in vitro sur une solution gélosée à 5 % de malt l'antagonisme ou l'effet favorisant éventuel du mycélium de différents champignons isolés des premières couches du sol avec le mycélium du L. pinastri. Il établit une échelle de notation de -3 à +3 et teste les champignons isolés sous forme mycélienne.

Deux remarques accessoires de son travail sont particulièrement intéressantes : le mycélium actif du L. pinastri n'a pu être obtenu en 1962 et 1963 qu'à partir de spores issues d'asques au mois de septembre, ce qui rend probable, en POLOGNE comme en FRANCE, une

infection importante de la fin de l'été.

L'identité du mycélium du L. pinastri employé pour les tests a été vérifiée par une infection artificielle d'aiguilles de pins (méthode LANGNER).

Les principaux résultats de CHWALINSKI aboutissent à une liste des antagonistes les plus actifs, parmi lesquels les Mortierella nana et M. isabellina, les Trichoderma koningi et T. lignorum sont mis en évidence. Quelques rares espèces semblent favoriser le développement du L. pinastri, parmi lesquelles les Lenticillium decumbens et P. notatum. Beaucoup sont indifférentes ou peu actives.

622 - Recherches personnelles

Elles ont consisté d'abord à établir un inventaire de la mycoflore des aiguilles du Pin sylvestre, en se limitant aux aiguilles fraîchement tombées, c'est-à-dire avec l'idée de déterminer et d'utiliser les éventuels concurrents du L. pinastri.

Dans un deuxième temps, nous avons sélectionné les éléments de cette flore présentant une certaine dominance au sens phytosociologique, - sans être dupes du fait que les méthodes de recherches peuvent réaliser une dominance artificielle (voir discussion) - une présence tout au long des années, trouvées sur les aiguilles aux premiers stades de la décomposition. Nous avons confrontés ces éléments de mycoflore in vitro avec du L. pinastri sous forme mycélienne (forme sous laquelle les antagonistes éventuels se trouvent dans les aiguilles).

6221 - Matériel et méthodes

Des essais préliminaires par sondages, prélèvements d'aiguilles au hasard, d'âge varié, tombées depuis plus ou moins longtemps et mises en boîtes de Pétri, nous ont montré une grande variabilité de la mycoflore, sans que l'on puisse la relier à tel facteur plutôt qu'à tel autre. Nous avons donc profité d'une expérimentation conduite dans un tout autre but (étude de la chute des aiguilles - phénologie des pins, voir chapitre IV) pour tester, sur le plan de la mycoflore, des aiguilles tombées à des dates repérées exactement (de semaine en semaine), stockées au même endroit de la forêt de HACHENAU (parcelle 103 A) dans un peuplement de 3 ans au moment du début des

observations et en prélevant des aiguilles fraîchement tombées dans le même secteur pendant les trois années suivantes. Après la sixième année, on constate en effet que l'influence du Lophodermium commence à décliner.

Nous avons appliqué différentes techniques inspirées de celles de KENDRICK et BURGESS ou de HAYES, avec un plus ou moins grand nombre de lavages avant le dépôt en boîte de Pétri. En 1967, nous avons testé une méthode de dilacération à l'aide d'un broyeur ULTRA-TURRAX avec l'espoir, par des dilutions successives, d'obtenir plus facilement les éléments fongiques, internes, à croissance lente, qui pouvaient être masqués par les envahisseurs à croissance rapide.

En définitive et comme il fallait choisir une technique unique afin de pouvoir comparer valablement les résultats obtenus à différentes époques, nous avons conservé la méthode fournissant assez régulièrement le L. pinastri[°] pour que nous puissions supposer qu'elle donnait également les éléments de la microflore se développant dans des conditions comparables :

- 1 - lavage 10 minutes à l'eau de conduite ;
- 2 - passage dans un bain agité de bichlorure de mercure à 0,1 % pendant 2 minutes ;
- 3 - cinq lavages à l'eau distillée, le dernier à l'eau stérile ;
- 4 - mise en incubation à $23^{\circ} + 0,3^{\circ}$ en boîte de Pétri contenant le milieu classique au malt DIFCO (MA) dont nous rappelons la composition :

- extrait de malt	30 g	
- bacto-agar	15 g	
- H ₂ O	q.s.p.	1000 g
		pH 5,5 à 25°.

Le nombre de répétitions pour une même récolte variait de 15 à 25.

Ces essais ont été régulièrement effectués de 1965 à 1968.

Pour les études de confrontation, certains champignons isolés au cours des études d'inventaire ont été déterminés, conservés en tube^{°°}, repiqués régulièrement et mis en présence sur le même milieu MA, en même temps ou avec retard, du mycélium du L. pinastri.

[°] A noter que cette technique est très voisine de celle de LANGNER, permettant d'isoler le L. pinastri des aiguilles vertes tachées.

^{°°} La conservation en réfrigérateur à 4° permet un repiquage tous les trois mois en conservant vivantes et actives la majorité des souches.

L'estimation que nous avons faite des degrés et types d'interactions (antagonisme, indifférence, stimulation) rappelés par MANGENOT (1952) et plus récemment par PELHATE (1968), a eu pour but essentiel de juger dans quelle mesure le L. pinastri sous forme mycélienne était gêné ou favorisé par la présence de tel ou tel autre associé fongique habituel des aiguilles.

Parmi les multiples essais que nous avons tentés, nous avons conservé une méthode progressivement simplifiée et des souches sélectionnées, toujours dans le souci de faire varier le plus petit nombre de facteurs possible, afin d'obtenir des résultats comparables entre eux. Ainsi le milieu était toujours le même et les températures de 23°. Les essais les plus nombreux ont concerné la souche 1710 du L. pinastri, choisie pour sa vitesse de croissance relativement grande (figure VI.5 et VI.7). Etant donné que la majorité des souches utilisées en confrontation avaient des croissances beaucoup plus rapides que celle du Lophodermium, nous avons généralement installé l'explantat 1710 5 à 9 jours avant les autres explantats. Les essais ont porté sur 4 à 7 répétitions, avec des combinaisons bi- ou tripartites (souche A - souche B, souche A 2 explantats - souche B, souche A - souche B 2 explantats).

6222 - Résultats

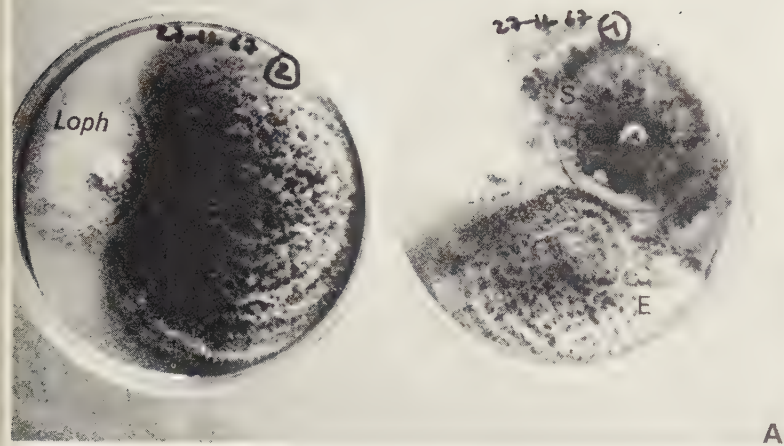
Les résultats de l'inventaire figurent sur le tableau VI.c ; pour préparer la discussion, la liste des champignons isolés a été composée d'une combinaison de toutes les espèces relevées par les différents auteurs cités.

La colonne HAGUENAU comporte trois sous-colonnes, la première indiquant la présence de telle ou telle espèce dans nos isoléments ainsi que sa fréquence. La seconde fournit la période de l'année où les espèces les plus abondantes sont le plus fréquemment isolées. La dernière indique les numéros des souches conservées au laboratoire de Pathologie forestière (LPF) ainsi que diverses observations.

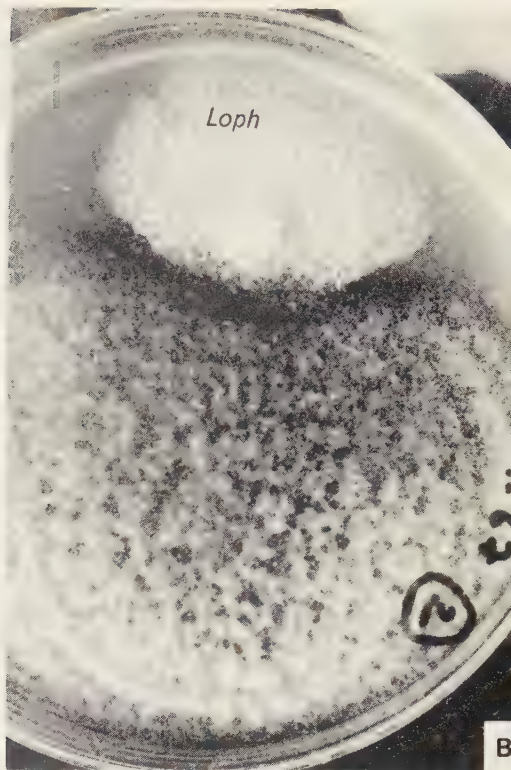
Par ailleurs, le tableau VI.d, qui sera commenté dans la discussion, fournit, pour les espèces le plus fréquemment isolées, des indications sur leur niveau d'abondance au cours des différents mois de l'année.

Les résultats des confrontations sont présentés en deux parties : d'une part le tableau VI.e indique les modifications de la vitesse de croissance, manifestées par la souche 1710 du L. pinastri, lorsqu'on la met en présence d'autres isolats ; l'explantat de la

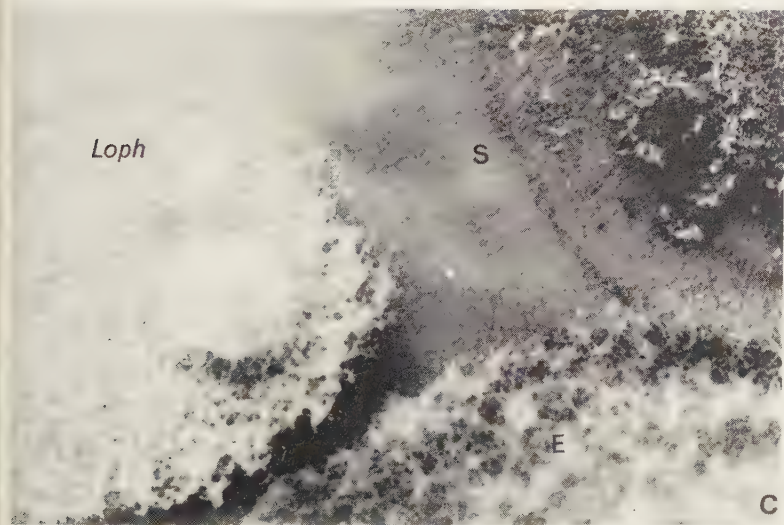
- A Lophodermium - Epicoccum
Lophodermium - Epicoccum - Stagonospora
- B Lophodermium - Epicoccum (détail)
- C Lophodermium - Epicoccum - Stagonospora
(détail)
- D Lophodermium (S. 1710) - Phoma
En haut : 2 Phoma + 1 Lophodermium
En bas à gauche : 1 Phoma + 2 Lophodermium
En bas à droite : 1 Phoma + 1 Lophodermium
- E Ligne 1 : Lophodermium (S. 1710) - Aureobasidium
(Pullularia)
2 Aureobasidium + 1 Lophodermium
1 Aureobasidium + 2 Lophodermium
1 Aureobasidium + 1 Lophodermium
Ligne 2 : Lophodermium (S. 1710) - Alternaria
2 Alternaria + 1 Lophodermium
1 Alternaria + 2 Lophodermium
1 Alternaria + 1 Lophodermium
- F Lophodermium (S. 1710) - Stagonospora
En haut : 2 Lophodermium + 1 Stagonospora
En bas à gauche : 1 Lophodermium + 2 Stagonospora
En bas à droite : 1 Lophodermium + 1 Stagonospora



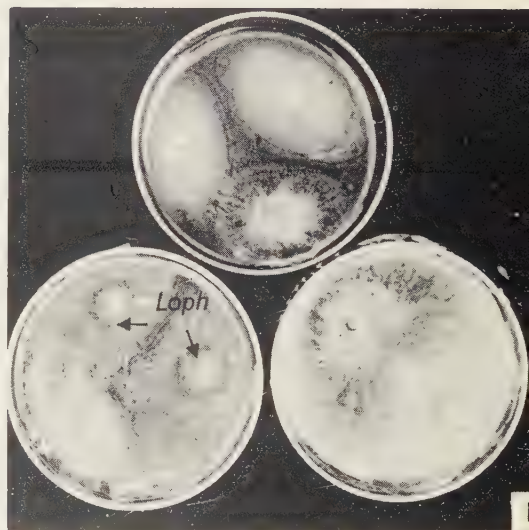
A



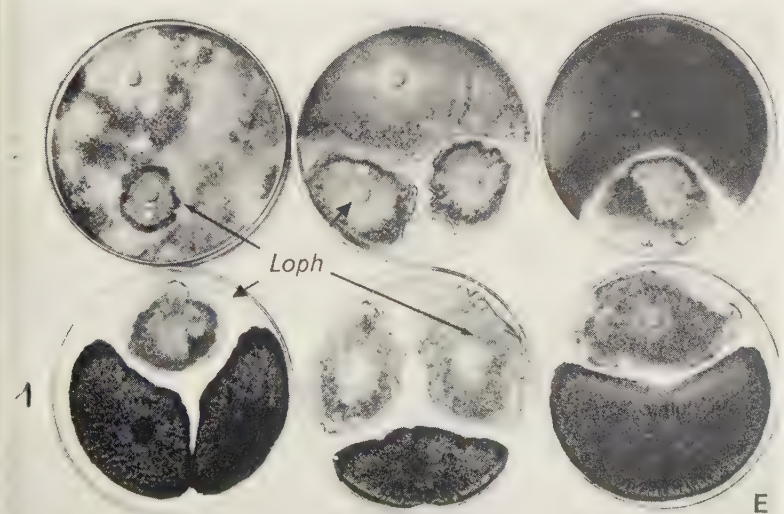
B



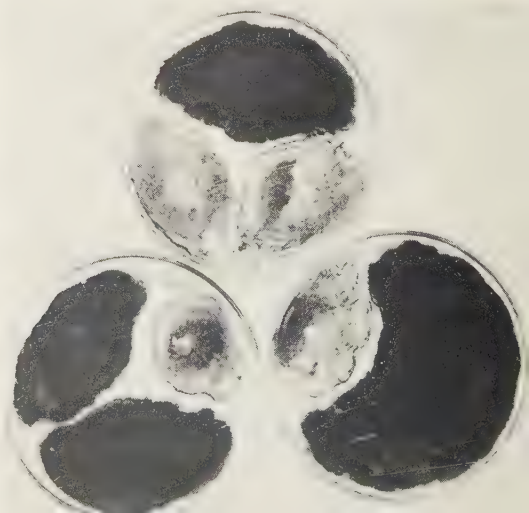
C



D



E



souche 1710 est installé 5 jours avant celui des compétiteurs.

D'autre part, nous décrivons le processus de confrontation dans deux cas particuliers, celui du Trichoderma viride et celui du Gelasinospora cerealis, dont le mode et la vitesse de croissance nous ont contraint à implanter la souche 1710 9 jours avant le compétiteur.

A = 1710

B = Trichoderma viride

AB : envahissement de la boîte après 3 jours par B.

Vitesse de croissance pour A de 0,92 mm par jour.

AAB : même phénomène d'envahissement par des colonies secondaires du Trichoderma après 2 à 3 jours. Vitesse de croissance de 0,88 mm par jour.

ABB : à partir du 2^e jour après l'installation de B, inhibition de la croissance de A et envahissement par B. Vitesse de croissance de 0,42 mm par jour, puis 0,10 mm.

B = Gelasinospora cerealis

AB : le développement de B est très rapide, la boîte couverte après 3 jours. A continue une croissance réduite. Vitesse de croissance de 0,68 mm par jour.

AAB : encerclement des deux colonies du 1710 et vitesse de croissance fortement réduite, 0,86 mm par jour.

ABB : les deux colonies de Gelasinospora manifestent un net antagonisme à distance entre elles et entourent la souche 1710. Vitesse de croissance de 0,56 mm par jour.

6223 - Discussion

Si l'on compare dans le tableau VI.c les résultats des isollements obtenus par différents auteurs avec les nôtres, on constate un certain nombre d'évidences, en particulier si l'on admet que les méthodes d'isolement sont comparables :

1 - Il existe dans la microflore des pins sylvestres des constantes qui se retrouvent de part et d'autre de la Manche et même de l'Atlantique.

Tableau VI.c : MICROFLORE DES AIGUILLES DU PINUS SILVESTRIIS L.

(d'après différents auteurs)

NOM DU CHAMPIGNON	HAYES	KENDRICK and BURGES
Absidia cylindrospora Hagem	+	
Absidia sp. 1	+	
Absidia sp. 2	+	
Acrospeira levis Wilts	+	
Alternaria tenuissima (Fr.) Wilts		
Alternaria chartarum Preuss		
Amblyosporium sp.	+	
Aspergillus chevalieri (Mangin) Thom et Church var. intermedius		
A. fumigatus Fres.		
A. parasiticus Speare		
A. ustus (Bain.) Thom et Church		
A. versicolor (Vuill.) Tirab.		
Aspergillus sp.	+	
Aureobasidium pullulans (de Barry) Arn.	++	+++
? Beauveria bassiana (Bals.) Vuill.	+	
Botrytis cinerea Pers. ex Fr.	+	
Cephalosporium acremonium Corda	++	
Cephalosporium sp.	+	
Chaetomella horrida Oud.	+	
Chaetomium fumicola Cooke	+	
Ch. globosum Kunze ex Fr.	+	
Ch. indicum Corda		
Ch. olivaceum Cooke et Ellis		
Cladosporium epiphyllum Persoon		
C. herbarum Link. ex Fr.		
Claterosporium sp.		
Coniochaeta ligniaria (Grev.) Massee	+	
Coniosporium sp.		+++
Coniothyrium fuckeli Sacc.		
Dactylium dendroides (Bull.) Fr.	+	
Desmazierella acicola Lib.	+++	+++
Didymostilbe sp.		
Epicoccum nigrum Link		
Epicoccum sp.		
Fimetaria sylvatica (Daszewska) Griff. et Seav.		

CHWALINSKI	QUEBEC (LANIER)	H A G U E N A U (LANIER)		
		Présence & Abondance	Epoque	Observations
		+++ +		Souche n° 84 (Détermination P. JOLY)}
	++	++ ++ ++		
	++ +++	+++ +	Toute l'année	Isolé 418 fois en 2 ans
		++ ++ +		
	++	+++ + +	Toute l'année	Souche LPF n° 82 56 isolements en 2 ans}
++		+		Souche LPF n° 99
	+	+++ +	Toute l'année	Souche LPF n° 71 104 isolements en 3 ans} Souche LPF n° 94

<i>Fomes annosus</i> Fr. (conidien)	+	
<i>Fumago vagans</i> Pers.		
<i>Fusarium roseum</i> Link		
<i>Fusarium</i> sp.	+	
<i>Fusicoccum bacillare</i> Sacc. et Pers.		+++
<i>Gelasinospora cerealis</i> Dowding		
<i>Geotrichum candidum</i> Link	++	
<i>Gliocladiopsis</i> sp.		
<i>Gliocladium roseum</i> (Link) Thom	+	
<i>Graphium</i> sp.	+++	
<i>Haplographium chlorocephalum</i> (Fres.) Grove		
<i>Helicoma monospora</i> Kendr.		++
? <i>Helicomycetes</i> sp.		
<i>Hormiscium</i> sp.	+	
<i>Hormodendrum cladosporioides</i> (Fres.) Sacc.		
<i>H. microsporioides</i> Manka et Trusz.		
<i>Lophodermium pinastri</i> (Schrad.) Chev.		+++
<i>Mortierella alpina</i> Peyroud	+	
<i>M. isavellina</i> (Oud.) Zycha	+	
<i>M. nana</i> Linn.		
<i>M. ramanniana</i> (Moell.) Linnem.	+	
<i>M. vinacea</i> Dixon - Stewart		
<i>Mucor</i> (?) <i>genevensis</i> Lendn.	+	
<i>M. groupe hiemalis</i>	+++	+
<i>M. racemosus</i> Fres.	+	
<i>M. groupe racemosus</i>	+	
<i>M. spinosus</i> v. Tiegh.	+	
? <i>M. varians</i> Povah	+	
<i>Mucor</i> sp.	+	
<i>Nodulisporium</i> sp.	+	
<i>Oidiodendron fuscum</i> Robak	+	
<i>Oidiodendron</i> sp.	+	+
<i>Pachybasium hamatum</i> (Bon.) Sacc.	++	
<i>Paecilomyces marquandii</i> (Mars.) Hug.	+	
<i>P. varioti</i> Bain.	+	
<i>P. victoriae</i> Szilvingi		
<i>Penicillium adametzii</i> Zal.	+	
<i>P. albidum</i> Sopp.	+	
<i>P. brevicompactum</i> Dierckx		
<i>P. citrinum</i> Thom	+	
<i>P. crustosum</i> Thom	+	
<i>P. chrysogenum</i> Thom	+	
<i>P. série cyclopium</i>	+	
<i>P. cyclopium</i> Westl.	+	
<i>P. decumbans</i> Thom	+	
<i>P. duclauxii</i> Delacr.	+	
<i>P. funiculosum</i> Thom	+++	
<i>P. frequentans</i> Westl.	++	
<i>P. glomerata</i> (Corda) Woll.	+	
<i>P. granulatum</i> Bain.	+	

+

++

++

++

++

++

+

++

+

+++

+

+++

Penicillium implicatum Biourge	++	
P. janthinellum Biourge	++	
P. lanosum Westl.	+	
P. lapidosum ? Rap. et Fenn.		
P. lividum Westl.	++	
P. nigricans Bain. et Thom	+	
P. notatum Westl.	+	
P. piceum Rap. et Fenn.	+	
P. purpurescens (Sopp.) Biourge	+	
P. restrictum Gilm. et Abb.	+	
P. roseopurpureum Dierckx	+	
P. steckii Zal.	+	
P. spinulosum Thom	+++	
P. stoloniferum	+	
P. terrestre Jeus.	+	
P. velutinum v. Beyma		
Penicillium spp.	+	+++
Phoma acicola (Lev.) Sacc.		
Pyrenochaeta sp.	+	
Rhizopus stolonifer (Ehreif.) Lind.		
Rosellinia aquila de Not.		
Sclerophoma pithyophila v. Höhn		+++
Scopulariopsis sp.	+	
Sepedonium sp.		
Sphaeronema sp.		
Spicaria sp.	+	
Stachybotrys sp.		+
Stagonospora pini Grove		
Stemphylium botryosum Wallroth		
S. ilicis Tengw.	++	
Stemphylium sp.		
Stysanus sp. 1	+	+
Stysanus sp. 2	+	
Sympodiella acicola Kendr.	+	++
Trichoderma album Preuss	+	
T. koningi Oud.		
T. glaucum Abbott	+	
T. lignorum (Tode) Harz		
T. viride Pers. ex Fr.	+++	+++
Trichothecium roseum (Pers.) Link ex Fr.	++	
Verticicladium trifidum Preuss		++
Verticillium terrestre (Link) Lindau	+	
Verticillium sp.	+	
Mycelia divers, indéterminés ou stériles	+++	+++

++				

+++				
		+++	Eté	
		+++		
		+++		
		+		
		+		
		++	Hiver surtout	
		+		
+++				
+++				
		+++	Toute l'année	Souche LPF n° 45
		++		Isolée 166 fois en 2 ans
		+++		N ? souches en cours de détermination

2 - Ces champignons constamment isolés en des lieux géographiquement différents, le sont presque toujours également tout au long de l'année.

3 - Les différences considérables dans les compositions de microflore portent sur des champignons rares (Aerospira, Amblyosporium, Chaetomella, ...) ou seulement observés directement sur les aiguilles. Nous n'avons pas fait figurer, malgré l'évidence de leur rôle colonisateur des litières du Pinus silvestris à HAGUENAU, les Marasmius putilus Fr. et M. perforans Fr. ex Hoffm. qu'il n'a pas été nécessaire d'isoler des aiguilles pour aboutir à une détermination.

L'évolution de la microflore d'un groupe d'aiguilles tombées pendant une même période de 2 mois, par exemple durant les mois d'avril et mai 1965, se fait dans le sens d'une simplification. On isole après quelques mois (sept. 65) le Trichoderma viride, l'Aureobasidium pullulans, divers Penicillium mais aussi le Lophodermium pinastri, le Phoma acicola et quelques divers (Cladosporium, Stagonospora, Stemphylium). Au début de l'année suivante (février 66), on ne peut plus isoler que le Trichoderma, l'Aureobasidium pullulans et divers Penicillium dont le P. lapidosum, enfin, dans l'été de la même année, on ne trouve plus pratiquement que le Trichoderma qui envahit toutes les boîtes.

La microflore des aiguilles tombées à l'automne est toujours plus riche en espèces, ce qui est très certainement en liaison avec la quantité plus forte de matières nutritives et l'abondance de sels minéraux accumulés en fin de saison de végétation (RUTTER 1957). D'autre part l'évolution de cette microflore dans le sens d'une simplification au profit du Trichoderma est ralentie par l'hiver et la décomposition de ces aiguilles est plus lente. Elle ne devient nette qu'après l'été de l'année suivante, ce qui laisse supposer que les aiguilles tombées à l'automne, portant l'été suivant les fructifications du Lophodermium, sont les supports les plus efficaces pour la dissémination du parasite.

Nous avons dit qu'il paraissait difficile, comme KENDRICK et BURGESS l'ont tenté, de tracer des graphiques établis d'après le

pourcentage des isollements de chaque espèce sur l'ensemble des isolats. En effet le mode de reproduction des champignons favoriserait, dans une telle tentative, ceux qui sporulent abondamment et rapidement. Ce sont eux d'ailleurs (Pullularia, Coniosporium, Mucor, Penicillium) que l'on retrouve parmi les plus abondants sur les graphiques de KENDRICK et BURGESS.

Nous avons préféré, pour les espèces relativement fréquentes, dresser un tableau comparatif à 4 niveaux d'abondance (tableau VI.d). Il permet de se rendre compte que certains champignons sont abondants toute l'année (Aureobasidium pullulans), d'autres accusent une ou plusieurs périodes de fléchissement (les Penicillium en plein été par exemple). Certains même, bien que globalement moins abondants, sont des champignons d'été (le Phoma acicola introuvable en décembre par exemple) ; d'autres ne sont assez abondants que l'hiver et peu actifs l'été (le Stagonospora pini par exemple).

Il serait intéressant de relier ces observations soit à des rythmes annuels de sporulation ou de croissance mycélienne, soit à des exclusions mutuelles que nous n'avons pu toutes élucider.

Pour ce qui concerne les confrontations, l'objet de nos travaux était trop limité pour que nous puissions tirer des conclusions générales. Mais nous confirmons les dernières observations de HAYES (1967), bien que nous n'ayons jamais isolé le Graphium sp. qu'il a trouvé si fréquemment. Nous confirmons en particulier que les aiguilles du Pin sylvestre, d'abord colonisées par le L. pinastri et qui viennent de tomber, comportent une microflore variée, dont les principaux composants présentent une certaine constance. Il s'agit à HAGUENAU du Pullularia (= Aureobasidium) pullulans, de divers Penicillium, le plus fréquent étant P. decumbans, du Trichoderma viride, de l'Epicoccum nigrum, du Phoma acicola, pour ne citer que les principaux par ordre de fréquence décroissante.

Nous obtenons comme HAYES, en suivant l'évolution de la microflore chez des groupes d'aiguilles dont la date de chute est repérée, un remplacement progressif de ces premières espèces ou plutôt un renforcement de certaines d'entre elles, ce qui aboutit à une simplifi-

Tableau VI.d : FREQUENCE DES ISOLEMENTS SELON L'EPOQUE DE L'ANNEE

(pour les champignons les plus fréquents)

	1965		1966		1967	
	J	JASON D	J	F M A M J J A S O N D	J	F M A M J J A S O N D
<i>Aureobasidium pullulans</i>	1	1 - - - 2	1	2 3 2 - 3 3 3 2 - 3 1	-	- 3 3 3 3 3 3 2 2
<i>Penicillium spp.</i>	1	2 - - - 2	1	0 2 1 - 1 1 2 1 - 3 2	-	- 1 2 0 1 1 1 2 3 2 3
<i>Trichoderma viride</i>	2	2 - - - 0	1	3 3 3 - 3 2 1 1 - 1 1	-	- 3 3 0 0 2 2 2 0 1 0
<i>Epicoccum nigrum</i>	0	0 - - - 0	1	0 2 2 - 1 1 1 2 - 3 2	-	- 1 1 2 2 1 1 2 1 3 2
<i>Phoma acicola</i>	0	0 - - - 0	1	0 1 1 - 2 2 3 2 - 0 0	-	- 1 1 2 2 3 3 2 1 1 0
<i>Cladosporium epiphyllum</i>	0	0 - - - 0	2	1 2 1 - 1 2 1 1 - 0 0	-	- 1 1 1 2 1 1 1 0 0 0
<i>Stagonospora vini</i>	0	0 - - - 0	0	0 0 0 0 - 0 0 1 1 - 2 2	-	- 0 0 1 1 1 0 0 2 2 1

Légende : 0 absent des isollements

1 rare

2 fréquent

3 très abondant (pratiquement isolé de la majorité des boîtes)

cation ; à HAGUENAU, c'est le Trichoderma viride et, semble-t-il, certains Penicillium qui jouent ce rôle actif de colonisateurs secondaires, probablement par élimination de leurs commensaux.

En dehors de ces deux genres, également notés par HAYES, nous n'avons pas trouvé le champignon intermédiaire, le Verticicladium trifidum, forme imparfaite du Desmazierella acicola. Il est possible que ceci provienne de ce que nous avons travaillé dans un peuplement jeune, 4 à 6 ans, tandis que KENDRICK et BURGESS, de même que HAYES, se sont préoccupés de litières provenant de peuplements adultes.

Mais les analogies entre les faits mis en évidence par différents auteurs et nos observations doivent inciter à approfondir certains aspects que nous avons à peine effleurés ici pour essayer d'en déduire des lois plus générales.

Au plan des confrontations, les résultats les plus nets portent :

1 - sur la vitesse de croissance comparée, généralement beaucoup plus faible même pour les souches les plus "rapides" du L. pinastri, par rapport aux vitesses des principaux compétiteurs ;

2 - les inhibitions que certains champignons isolés des aiguilles font subir au mycélium du L. pinastri : Alternaria chartrarum, Stagonospora pini, Trichoderma viride ...

3 - la probable liaison répétée in vitro entre la constitution des barrières de démarcation opposée par le L. pinastri au développement des compétiteurs et le changement de constitution du milieu provoqué par le champignon ;

4 - le rôle particulier joué par le Trichoderma viride qui non seulement s'oppose au développement mycélien du L. pinastri mais vient également coloniser les hystérothécies de celui-ci, lorsque les conditions sont celles d'une chambre humide ;

5 - à noter plus spécialement le rôle inhibiteur assez marqué du Phoma acicola sur le Lophodermium (tableau VI.e B5). Cette observation pourrait sembler en contradiction avec le travail de LANGNER (1963) que nos observations confirment pourtant dans la nature, à savoir que les aiguilles colonisées par le Phoma acicola portent très

rapidement (mai-juin) des apothécies fonctionnelles, alors qu'en l'absence du Phoma, la maturation complète se produit en août. La contradiction n'est qu'apparente, car l'impossibilité d'obtenir des fructifications du L. pinastri in vitro, en nourrissant convenablement le champignon sous forme mycélienne, pourrait justifier la nécessité d'une souffrance ou d'une concurrence favorisant la fructification. Néanmoins, des cultures associées du Phoma acicola et du Lophodermium n'ont jamais conduit, même après 3 mois en boîte de Pétri, à une fructification parfaite.

623 - Conclusions

De l'ensemble de ces études des interactions mycéliennes dans la niche écologique constituée par la litière d'aiguilles du Pin sylvestre à HAGUENAU, on peut conclure :

1 - D'abord qu'avec des méthodes comparables, différents auteurs retrouvent sur le même type de substrat des constantes dans des lieux géographiquement éloignés, ce qui permet donc de supposer que des recoupements sont possibles entre des travaux conduits en différents points du globe et ce qui devrait conduire à une meilleure connaissance des phénomènes de décomposition des litières.

2 - Ensuite que l'on constate, dans le cas de la litière des pins sylvestres, comme dans celui d'autres supports, trois phases assez nettes dans la colonisation : installation de quelques rares colonisateurs primaires, puis développement d'une microflore beaucoup plus variée, enfin simplification au profit des agents les plus compétitifs.

3 - On note enfin, dans le cas du Lophodermium pinastri, l'avantage du thalle préinstallé qui "conserve une suprématie de premier occupant" selon l'expression de PELHATE (op. cit. 1968), bien que sa vitesse de croissance soit plus faible que celle de la majorité de ses compétiteurs. Pratiquement aucun champignon, même le Trichoderma viride, n'inhibe complètement la croissance du Lophodermium préinstallé. Cette affirmation doit bien sûr être nuancée, lorsqu'on veut la transposer aux conditions naturelles. On retrouve pourtant in vitro la formation

de barrières noirâtres de démarcation autour de la culture du Lophodermium, tout-à-fait analogues aux bandes noires, distinctes sur les aiguilles attaquées par ce même champignon.

Dans l'ensemble de ce chapitre, nous avons posé plus de questions que nous n'en avons résolues : ainsi le déterminisme de la fructification parfaite in vitro n'a pu être élucidé. Comme les précédents auteurs, LANGNER (1963), ZYCHA et COSTONIS (1966), nous n'avons obtenu que des formes imparfaites sur aiguilles stérilisées. Parmi les hypothèses que l'on pouvait retenir quant aux causes premières de la fructification parfaite, la nécessité d'une culture mixte, en concurrence avec les compétiteurs naturels, pouvait être retenue. Elle ne nous a pas conduit à des résultats après plusieurs mois de culture associée, évidemment lorsqu'on se borne à des associations bi-partites.

Les études du Lophodermium en culture pure nous ont néanmoins permis de noter l'influence sur la croissance de la composition du milieu et de la température ; les expériences concernant les cultures associées nous ont fourni de précieuses indications sur les conditions écologiques les plus défavorables au développement du Lophodermium. Ainsi la rapidité de décomposition des litières, lorsqu'elles sont colonisées au début de l'été par des compétiteurs actifs, nous laisse supposer que les aiguilles tombées à l'automne ont un rôle fondamental dans la maturation et la multiplication du Lophodermium pinastri. Les sarclages d'hiver ou de printemps, qui ont pour effet d'enfouir ces aiguilles, sont très certainement les plus utiles à la lutte contre le "Rouge".

Seules les expérimentations plus complètes, portant sur les relations entre la composition de la litière et sa mycoflore, sur l'influence des dates des sarclages et sur l'influence de l'âge des peuplements permettront de relier avec précision ces divers facteurs écologiques entre eux. Elles doivent se poursuivre pendant les années à venir (voir chap. VII).

Chapitre VII - MOYENS DE LUTTE

Les études qui font l'objet des chapitres précédents avaient pour but d'analyser les causes du dépérissement entraîné par le Lophodermium pinastri sur le Pin sylvestre, c'est-à-dire d'approfondir l'étiologie du Rouge cryptogamique.

En complétant les certitudes acquises par d'autres chercheurs, on peut résumer en affirmant que quatre causes au moins sont impliquées :

1 - La cause botanique ou phytosociologique, la maladie apparaissant par suite de la présence simultanée et imbriquée de l'hôte et du Lophodermium. Preuve évidente : il n'y a pas maladie si les deux éléments sont dissociés.

2 - Etroitement liée à la précédente, la cause écologique, les conditions ambiantes favorisant soit la sensibilité de l'hôte, soit l'activité virulente du pathogène. Preuve : il n'y a pas maladie ou du moins sa gravité est très atténuée si la température est trop basse ou trop élevée, si l'été est trop sec ...

3 - La cause génétique, analysée par d'autres auteurs et complétée par nos observations sur les croissances mycéliennes ; le Lophodermium se développe parce que certains Pins possèdent un patrimoine

génétique, donc un "milieu intérieur" favorable aux manifestations de la maladie. Une autre hypothèse, rattachée à la même cause, sera discutée dans le cadre de l'étude sur les provenances. Le parasite présenterait des races plus ou moins adaptées aux différentes provenances de Pins.

4 - Enfin la cause parasitaire : la maladie se développe parce qu'un pathogène virulent est entré en contact avec la plante-hôte à un endroit permettant l'infection.

Ces quatre causes, mêlées dans le cas des relations Pin sylvestre - Lophodermium, serviront de base pour envisager des méthodes de lutte. Celles-ci devront tendre en effet à s'opposer à l'une ou l'autre de ces causes, de la façon la plus efficace possible.

La méthode apparemment la plus simple et la plus efficace, pour lutter contre la cause première, de présence, consisterait à séparer hôte et parasite. Nous avons noté, malheureusement, que le Lophodermium apparaissait rapidement en mélange avec ses hôtes habituels lorsqu'ils étaient introduits dans de nouvelles contrées (Nouvelle-Zélande, Australie, Amérique du Nord) et que les deux protagonistes n'étaient qu'exceptionnellement séparés.

Cette méthode paraissant exclue, on pourrait envisager d'annihiler la seconde cause (écologique) en ne cultivant par exemple le Pin sylvestre que dans des régions où les conditions du milieu sont défavorables au parasite (Amérique du Nord, montagnes d'Europe, Scandinavie septentrionale). Mais l'espèce Pinus silvestris remplit trop bien par ailleurs certaines conditions de productivité en sol pauvre, imposées par les nécessités économiques. On réserve en général au boisement en Pins les sols les plus deshérités pour consacrer les meilleurs à l'agriculture ou à des essences moins frugales. La sylviculture du Pin sylvestre est trop aisée pour qu'on puisse l'exclure des spéculations forestières de l'Europe Moyenne. Tout au plus peut-on recommander, dans les régions où le Rouge cryptogamique constituerait un fléau trop grave, d'utiliser, conjointement avec le Pin sylvestre, d'autres espèces insensibles ou peu sensibles au Lophodermium : Douglas, Epicéa, Pin Weymouth, et encore dans la mesure où d'autres moyens de lutte ne peuvent être envisagés économiquement.

Car il reste à exploiter la cause génétique, résultant de nombreuses observations et expériences : les provenances de Pin sylvestre montrent une sensibilité très différente au Rouge cryptogamique.

Enfin persistera la ressource, consistant à soustraire, par des moyens chimiques ou autres, le Pin à la cause parasitaire.

Ceci annonce les quatre paragraphes décrivant les moyens de lutte qui ont été envisagés et après avoir analysé leurs succès respectifs, nous dirons en quoi nous avons tenté d'en améliorer certains.

71 - La lutte sylvicole

La sylviculture d'une essence a pour objet d'obtenir dans des conditions définies la meilleure production possible. Elle comporte ipso facto, lorsqu'une production est menacée par une maladie, les règles permettant d'éviter celle-ci ou d'en minimiser les effets. Ces règles et procédés résultent de l'observation, mais profitent également de tous les progrès réalisés dans la connaissance de l'hôte, du parasite et des relations qu'ils entretiennent.

711 - Résultats des travaux antérieurs

Depuis von TUBEUF (1901) qui ne se prononce pas définitivement sur l'intérêt du mélange avec d'autres essences, résineuses ou feuillues, ni même sur l'avantage du sarclage entre les lignes de pins, comparé au maintien des mauvaises herbes, de nombreuses observations ont été faites par les praticiens. En l'absence de tout autre traitement, le mélange d'essences feuillues soit en lignes alternées avec les lignes de pins, soit en mélange pied à pied sur les lignes, diminue de beaucoup le danger d'infection (FISCHER 1957). Les raisons en sont faciles à imaginer : les aiguilles au sol portant les hystérothécies sont, au moins pour partie, recouvertes par des feuilles de l'espèce en mélange ; les ascospores en été sont également retenues pour une part par les feuilles de la plante intercalaire introduite. Peut-être également dans le mélange des litières feuillue et résineuse, le nombre et l'importance de certains antagonistes augmente-t-il.

De son côté, LEROY (1957) a noté une influence de l'herbe,

qui agit en maintenant une humidité au sol favorable aux contaminations. Ceci peut expliquer les résultats contradictoires obtenus par le mélange de lupins (von TUBEUF 1901) dont l'effet favorable sur la décomposition des litières et sur le filtrage des ascospores peut être compensé par l'effet, nocif pour les plants, d'un état hygrométrique élevé et de la concurrence.

Sur le plan sylvicole, les règles issues de l'expérience peuvent se résumer ainsi :

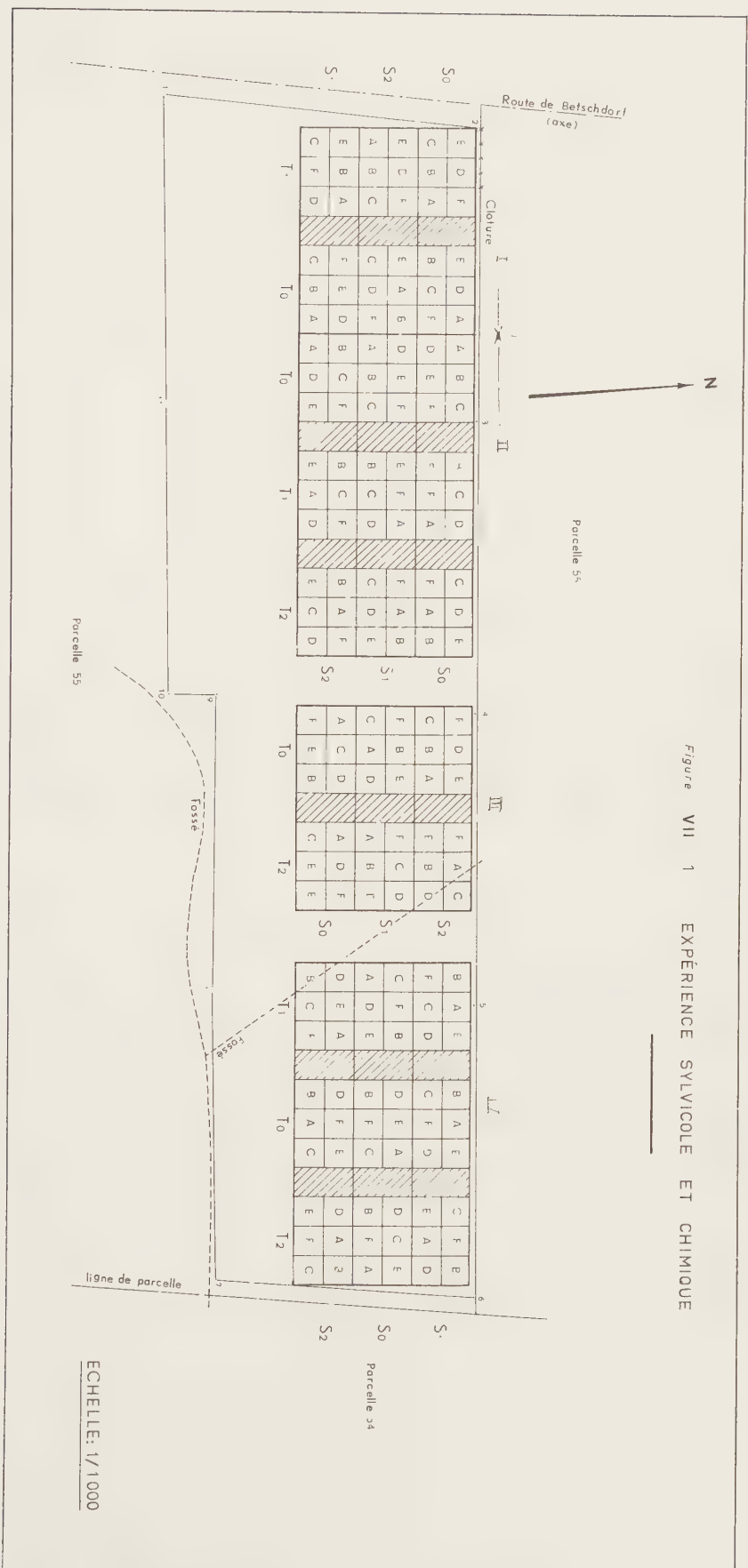
- préférer les plantations aux semis, ces derniers aboutissant à des peuplements très serrés, autocontaminants ;
- dégager régulièrement les plants de la concurrence herbacée, en maintenant le sol très propre pendant les deux ou trois premières années ;
- si possible, éviter dès le jeune âge les peuplements purs de Pin sylvestre et si l'on ne peut assurer un mélange pied à pied feuillu-résineux, au moins cloisonner par parcelles. C'est ce qui est pratiqué à HAGUENAU, où l'emploi du Chêne rouge d'Amérique est préconisé, par l'aménagement, en bandes de 10 à 20 mètres de large, cloisonnant le parcellaire.

712 - Expérimentations à HAGUENAU

Afin de vérifier dans le cas de HAGUENAU l'effet comparé des différents procédés envisagés, nous avons mis en place une expérience sur environ deux hectares, avec différentes modalités (figure VII.1).

Le dispositif, amorcé en 1965 et installé en 1966, comporte une plantation en quatre blocs (chiffres romains) chacun des sous-blocs, divisés en bandes perpendiculaires, subissant des traitements différents. La signification des termes est la suivante :

- S_0 : pas de sarclage
- S_1 : sarclage à la fin de l'été (septembre)
- S_2 : sarclage au début du printemps (avril)
- T_0 : pas de traitement chimique
- T_1 : traitement au Dithane en deux applications d'une solution dans l'eau à raison de 200 l/ha



T₂ : traitement à volume réduit (Schlofog de SCHLOESING)
à raison de 15 l/ha de solution huileuse.

A l'intérieur des cloisonnements ainsi constitués, les pins étaient installés soit seuls (placettes A), soit en mélange avec différentes espèces, en respectant l'espacement-type de HAGUENAU (1,50 x 0,80 m).

- A Pin sylvestre seul
- B Semis de Chêne rouge d'Amérique en poquets
- C Plantation de Tilleuls à grandes feuilles (1,50x1,60)
- D Plantation de Chêne pédonculé (1,50x1,60)
- E Plantation de Hêtre (1,50x1,60)
- F Semis de Lupin amer entre les lignes de Pins
(200 kilogrammes à l'hectare).

Cette expérience, sans doute trop ambitieuse, a malheureusement été faussée par les nombreux aléas toujours rencontrés en forêt. Néanmoins, les échecs sont une forme de l'expérience et les résultats encore incomplets, obtenus ces dernières années, apportent beaucoup au praticien.

713 - Résultats

Les blocs III et IV, très rapidement affectés par une remontée générale du plan d'eau, ont été envahis par une végétation serrée de joncs et de molinie, rendant toute mesure impossible.

Sur les autres blocs, après une reprise correcte en 1966, on s'est rendu compte dès 1967 que les zones non sarclées S₀ étaient colonisées par les concurrents herbacés (molinie, joncs, épilobes) ou envahies par les ronces et que les pins disparaissaient progressivement sous l'effet de la concurrence. Aussi décidions-nous un sarclage général fin août 1967, reportant à 1968 la différenciation S₀, S₁ et S₂.

Les semis de lupin, bien que répétés en 1966, 1967 et 1968, ont toujours abouti à un échec. Selon les placettes, la plante se développe plus ou moins activement, mais elle est rapidement concurrencée par l'herbe et étouffée. Les rares graines qui pourraient parvenir à maturité

et se resemer sont consommées par les petits rongeurs, toujours abondants en forêt.

Il en est de même des glands de Chêne rouge, qui n'ont conduit qu'à des développements sporadiques ou nuls.

Le Tilleul à grandes feuilles a repris dans de bonnes conditions, mais s'est développé très faiblement. Les placettes où il s'est maintenu ne sont pas garnies suffisamment de feuilles pour que celles-ci interviennent pour l'instant dans la composition de la litière.

Le Hêtre est toujours difficile à installer en plein découvert. Pourtant certains plants se sont maintenus et développés correctement ; il en est de même pour le Chêne pédonculé qui est la seule essence à avoir donné des résultats assez réguliers.

Pour ces essais d'introduction d'essences en mélange, il est encore trop tôt pour juger de leur effet sur la croissance des pins et sur la lutte indirecte contre le Rouge cryptogamique ; mais la conclusion provisoire est que toutes les espèces essayées sont difficiles à installer en sol nu, même bien préparé, que leur entretien est coûteux et plus délicat que celui des Pins. En effet, les sarclages ou simplement le fauchage de l'herbe en hiver conduisent souvent à la destruction de ces plants, invisibles parmi les concurrents herbacés.

L'effet des sarclages est net, bien qu'un de leurs aspects soit inattendu :

- le sarclage S_2 pratiqué au printemps 1968, soit deux ans après la plantation, a été plus nuisible qu'utile. Il semble en effet avoir préparé le sol et enterré les graines de graminées concurrentes (Molinie en particulier) qui ont pris de ce fait une extraordinaire vigueur;

- une zone de protection de l'expérience, sur laquelle on s'était contenté d'un dégagement des pins, sans travail du sol, est plus belle avec des pins plus vigoureux et réguliers.

L'effet des traitements chimiques reste le plus probant. Il sera traité au paragraphe 74, avec les essais d'anticryptogamiques.

714 - Discussion - Conclusion partielle

Il est prématuré d'apporter des conclusions définitives

d'après un dispositif installé depuis trois ans et qui a subi plusieurs traumatismes, du fait de l'hétérogénéité des conditions de sol, des aléas de reprise et même de difficultés dans l'exécution des travaux.

Mais si l'on corrobore les premiers résultats avec l'expérience déjà acquise par les forestiers de HAGUENAU, on peut noter :

- la quasi-impossibilité d'avoir de bons résultats en forêt avec une plante de couverture (type Lupin) ;

- la difficulté de reprise des essences feuillues classiques, qu'elles soient naturelles dans le type de forêt considéré (Chêne pédonculé, Hêtre) ou artificiellement introduites (Tilleul, Chêne rouge). Seule une véritable culture, telle qu'elle pourrait être pratiquée dans un verger, aboutirait sans doute à des croissances vigoureuses. Elle est impraticable en forêt pour des raisons économiques.

- les sarclages avec mise à nu du sol sont également coûteux. Indispensables les toutes premières années, surtout lorsqu'on emploie comme à HAGUENAU de petits plants de Pin sylvestre (1-0), il semble qu'on doive leur préférer, après deux à trois ans, le simple dégagement, qui peut être pratiqué plus fréquemment et qui suffit à assurer le développement des Pins.

En définitive, ce dispositif, qui sera exploité sous l'angle du L. pinastri au cours des années à venir, nous aura montré combien est délicate la réussite d'une plantation dans les conditions difficiles de cette zone de la forêt de HAGUENAU.

72 - La lutte par amélioration de la nutrition

Bien que les procédés de fertilisation en particulier puissent être considérés comme faisant partie des moyens de lutte sylvicole, ils en sont généralement séparés par la majorité des auteurs, compte tenu du caractère très artificiel de cette technique.

721 - Résumé des travaux antérieurs

DONAUBAUER (1967) a passé récemment en revue les données actuelles sur le problème de la fertilisation en liaison avec le degré d'attaque par les parasites. Le cas du Lophodermium est spécialement évoqué,

car il paraissait logique qu'un champignon de ce type, d'autant plus actif que les Pins semblent en plus mauvaises conditions, puisse être efficacement combattu par l'emploi des engrais.

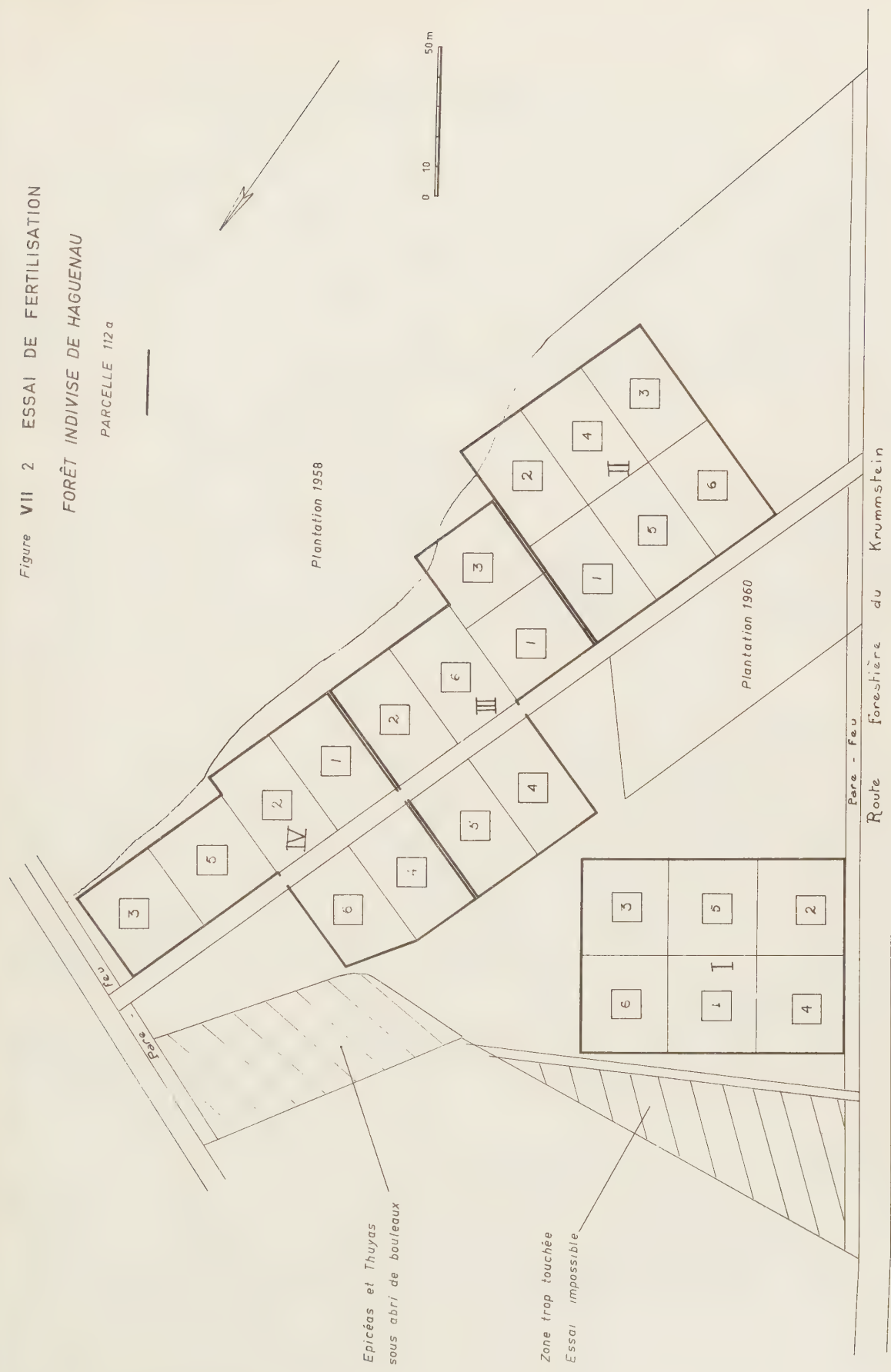
Pourtant les résultats sont contradictoires : très nets pour EGGERT (1959), lorsque les fumures sont apportées aux sols carencés du Schleswig-Holstein, ils semblent plus nuancés pour la majorité des autres auteurs.

ZÖTTL et JUNG (1964) sur des sols pauvres du Haut-Palatinat et de Franconie, après plusieurs années de fertilisation, ont obtenu des aiguilles à teneurs plus élevées en K et N et une augmentation corrélative de la résistance au Rouge. Ils ont également observé que lorsque les conditions d'humidité en particulier étaient favorables au développement du Lophodermium, l'effet des engrais devenait indirect, en permettant à la plante, mieux nourrie, de supporter sans trop de dommages la perte d'une partie de ses aiguilles.

RACK (1965a) aboutit à des conclusions plus pessimistes, car si l'augmentation des longueurs moyennes des pousses atteint 20 % pour une fumure complète, la fertilisation n'a apporté aucune résistance à l'infection, ni une tolérance accrue à la présence du parasite. Il semble au contraire qu'en prolongeant la saison de végétation, la fumure complète ait favorisé le développement des taches de Rouge pendant l'arrière-saison.

Pour MAYER-KRAPOLL (1957), l'influence d'une teneur élevée du sol en P_2O_5 et en N peut être favorable au développement renforcé du Lophodermium. On peut rapprocher de ces conclusions une observation classique : les hystérothécies du Lophodermium sont d'autant plus volumineuses et actives que les aiguilles des Pins sont elles-mêmes plus solides. En particulier, on trouve fréquemment près du sommet des rameaux des euphylls à trois aiguilles (DEBAZAC 1961), qui, tout au début du printemps, portent déjà des hystérothécies bien développées, alors que les euphylls les plus fréquents, à deux aiguilles, ne portent encore que la forme Leptotroma ou de simples ébauches d'hystérothécies.

Figure VII 2 ESSAI DE FERTILISATION
 FORÊT INDIVISE DE HAGUENAU
 PARCELLE 112 a



722 - Expérimentation à HAGUENAU

L'analyse de la littérature nous a montré le caractère à la fois intéressant et controversé du rôle des éléments fertilisants sur le Rouge. Intéressant parce que, sur le plan pratique, il est aisé de profiter des travaux culturaux obligatoires dans les jeunes plantations pour apporter des engrais dans la mesure où leur rôle est reconnu ; controversé, car selon les localisations des expériences et les auteurs, le rôle des apports fertilisants est positif, faible ou même négatif dans la lutte contre le Lophodermium.

Première expérience (1962-1965)

Dès 1962, nous installions dans la parcelle 112 A de la IIe Série (voir plan général et figure VII.2) un dispositif expérimental par blocs comportant 4 répétitions des 6 modalités de traitements choisies.

Les détails concernant le dispositif et l'analyse des principaux résultats obtenus peuvent être trouvés par ailleurs (LANIER 1965).

L'intérêt de cette expérience s'est avéré triple :

- Elle a permis d'abord de préciser que l'influence des engrais, même à dose élevée, est faible dans les sols relativement riches de HAGUENAU, les carences en ion Mg ayant seules été compensées de façon significative. L'influence des amendements est essentiellement indirecte, et les analyses de covariance dissociant avec finesse l'effet sur le Rouge des engrais seuls ou en tenant compte de l'augmentation de taille des plants, ont montré que cette dernière avait le rôle le plus important.

- Elle a ensuite aidé à la mise au point de méthodes d'analyses adaptées aux problèmes phytopathologiques et permettant de dissocier effets principaux et effets secondaires, de calculer à l'avance la taille des parcelles unitaires à établir.

- Elle a guidé enfin les essais ultérieurs en permettant de noter l'influence prépondérante sur le Rouge des amendements précoces, appliqués et répétés dans les toutes premières années des plantations, à l'époque où le "coup de fouet" donné à la végétation permet de faire franchir rapidement aux plants la phase difficile de sensibilité maximum au "Rouge".

Deuxième expérience (1964- 197.)

Ce qui précède justifie le fait que nous ayons suivi avec un intérêt particulier l'expérience de fertilisation, installée à partir de 1964 par la Station de Recherches sur les Sols forestiers et la Fertilisation°, prolongeant ainsi nos observations sur l'influence éventuelle des engrais sur le développement du L. pinastri.

7221 - Matériel et méthodes

La fiche technique décrivant les modalités expérimentales nous a été communiquée dans les termes suivants :

Blocs complets (6) équilibrés, éclatés comportant chacun 10 modalités expérimentales (voir figure VII.3 pour l'implantation).

La parcelle 222 a fait l'objet d'analyses préalables (cf. chapitre II, § 22) ; la plantation a été effectuée au printemps 1964 et refaite en 1965 par suite d'une mauvaise reprise, à l'aide de plants 1-0, à la densité de 7500 à 8000 par hectare.

Signification des lettres du plan :

T	Témoin
N	Apport d'Azote sous forme d'ammonitrate à partir du printemps 1966 : 10 g par plant en mai 1966 10 g " en mai 1967 15 g " début juin 1968
P	Apport d'acide phosphorique sous forme d'hyperphosphate RENO à 30 % : 15kg d'hyperphosphate pour un plateau de 15 m x 15 m, soit par hectare : 670 kg d'hyperphosphate } enfouissement 200 kg de P_2O_5 } fin mars 1964 + 7,5 kg par plateau, soit 335 kg/ha en décembre 1964
K	Apport de 9 kg de Patentkali à 8 % de MgO et 28 % de K_2O pour 225 m ² , soit par hectare : 360 kg de Patentkali } enfouissement 100 kg K_2O } fin mars 1964 28 kg MgO } + 4,5 kg par plateau, soit 180 kg/ha en décembre 1964 (50 kg K_2O + 14 kg MgO)
NP	N + P
NK	N + K
PK	P + K
NPK	N + P + K
S ₁	Apport en surface après plantation de : 50 kg d'hyperphosphate à 30 % } 25 kg de Patentkali } février 1965 + 10 kg d'ammonitrate à 34 %

° Nous tenons à remercier ici tout particulièrement Monsieur BONNEAU, Ingénieur en Chef du GREF, Directeur de cette Station, pour l'aide précieuse qu'il nous a fournie et pour l'esprit de coopération dont il a constamment fait preuve.

Les apports P et K ont été renouvelés en 1966 jusqu'à la dose totale égale à celle du traitement PK.

L'apport d'ammonitrate sera renouvelé en 1966 et années suivantes comme dans les traitements comportant N.

S₂ Apport en surface, en épandage généralisé de doses de P₂O₅ et de K₂O égales à celles des traitements P et K, mais en février 1967 seulement.

Semis en interlignes par poquets à 80 cm de distance de lupin perenne au printemps 1967.

Disposition : chaque parcelle unitaire correspondant à un traitement est un carré de 24 m x 24 m ; seul un carré de 15 m x 15 m à l'intérieur est fertilisé (voir plan : figure VII.3) de façon à éviter les transferts latéraux d'éléments fertilisants.

Mensurations : les mesures ont porté sur les pousses annuelles 1966, 1967 et 1968 et l'estimation de l'attaque par le L. pinastri a été effectuée selon les 5 niveaux de l'échelle établie au chapitre IV, que nous rappelons :

- 0 Plant entièrement sain. Aucune des aiguilles de l'année ni de celles de l'année précédente ne présente de trace d'attaque.
- 1 Attaque très faible. Seulement quelques aiguilles des pseudovercilles fonctionnels montrent des taches.
- 2 Attaque faible : les aiguilles de plus de 2 ans sont attaquées ou ont disparu et une proportion (25 % à 75 %) des aiguilles de l'année précédente portent des taches.
- 3 Attaque forte : plus de 75 % des aiguilles de l'année précédente sont couvertes de taches ou tombées. Eventuellement quelques aiguilles de l'année en cours portent des taches.
- 4 Attaque très forte : pratiquement toutes les aiguilles sont rouges et présomption de mort du plant.

7222 - Résultats

Ceux-ci seront présentés sous la forme de tableaux faisant apparaître pour chaque caractère un classement des modalités. Un test de signification (DUNCAN) permet de regrouper ces modalités par des traits indiquant s'il y a entre elles ou non des différences significatives. (Les modalités unies par un trait ne présentent pas entre elles de différences significatives au seuil de 5 ou de 1 %).

Tableau VII.a : TEST DE SIGNIFICATION POUR LA CROISSANCE EN HAUTEUR

Année	Modalités	Moyennes transformées	5 %	1 %
Pousse 1966 : pas de différences significatives				
Pousse 1967	P	25,810		
	NPK	26,182		
	NP	27,240		
	T	27,542		
	S ₂	28,122		
	PK	28,176		
	NK	29,239		
	S ₁	29,664		
	K	29,922		
	N	31,008		
Pousse 1968	P	42,360		
	NP	43,647		
	NPK	43,987		
	PK	46,288		
	NK	46,401		
	K	48,150		
	T	48,287		
	S ₁	49,144		
	S ₂	49,270		
	N	51,842		

Tableau VII.b : TEST DE SIGNIFICATION POUR L'ESTIMATION DU "ROUGE CRYPTOGANIQUE"

Année	Modalités	Moyennes transformées	5 %	1 %
1967	[P	60,000		
	NPK	56,833		
	S ₁	56,333		
	PK	55,000		
	S ₂	53,500		
	[NP	53,000		
	NK	52,833		
	T	51,000		
	K	49,000		
	[N	43,500		
1969	[P	57,666		
	NP	56,500		
	S ₂	55,833		
	PK	55,833		
	K	54,666		
	S ₁	54,166		
	[NPK	54,000		
	T	53,500		
	NK	51,000		
	N	50,833		

7223 - Discussion - Conclusion partielle

Les tableaux de résultats montrent clairement, dans le cas du Pin sylvestre à HAGUENAU, que l'influence des engrais sur la croissance, même à des doses élevées pour des apports en forêt, est faible. Ceci rejoint nos premières observations (LANIER 1965).

Les différences entre la meilleure modalité (N) et le Témoin est faiblement significative (1967) ou même pas du tout (1968) aux seuils choisis. En pourcentage, l'augmentation de croissance des pousses que l'on peut espérer reste inférieure à 10 %.

Les différences entre la meilleure modalité (N) et la plus mauvaise (P) en 1967 étaient de l'ordre de 15 à 20 % ; elles se maintiennent pour les mêmes modalités à 18 % en 1968.

Ceci tient pour partie à l'effet nettement dépressif du phosphore ; en 1968, les quatre traitements comportant du phosphore enfoui se classent en dernier pour la croissance. Le phosphore apporté seul présente avec le témoin, le potassium, les apports de surface et l'azote des différences significatives au seuil de 1 %.

Avant de tenter une explication biologique, il est intéressant d'examiner le classement des mêmes modalités quant à leur liaison éventuelle avec l'attaque du Rouge cryptogamique.

Il apparaît de la façon la plus nette, aussi bien en 1967 qu'en 1969, que les modalités comportant du phosphore appliqué en profondeur ou en surface, correspondent toujours aux degrés d'attaque les plus élevés. Une exception toutefois en 1969 pour le potassium qui se classe au milieu du tableau.

Les placeaux les moins attaqués ont reçu de l'azote ; les différences en 1967 présentées par la modalité-azote par rapport à toutes les autres modalités sont significatives au seuil de 5 % et les différences entre la meilleure modalité (N) et la plus défavorable (P) sont considérables, puisqu'elles sont en moyenne de l'ordre de 1 point dans l'échelle à 5 niveaux.

Trois explications parmi d'autres peuvent être avancées :

- La plus simple consisterait à admettre que les engrais d'une part et le L. pinastri de l'autre agiraient indépendamment et que

l'azote par exemple, tout en favorisant la croissance, défavoriserait le développement du parasite. L'effet dépressif du phosphore, déjà constaté par certains auteurs (MAYER-KRAPOLL 1957), pourrait être dû à un déséquilibre de nutrition minérale.

- La seconde, plus difficile à expliquer, se rapprocherait de certaines conclusions de MAYER-KRAPOLL (op. cit. 1957) et laisserait supposer que le parasite voit son rôle renforcé par la faiblesse. On ne peut comprendre alors l'effet "immunisant" de l'azote.

- Mais ce que nous savons déjà des corrélations entre la taille des plants et l'attaque par le L. pinastri, le fait que l'effet dépressif du phosphore est corrélaire d'une attaque forte du parasite et que l'effet favorisant de l'azote est lié à un plus faible degré d'attaque nous font préférer une troisième hypothèse : le L. pinastri est un parasite d'opportunité. Il attaque de préférence les arbres en mauvaise croissance, soit carencés, soit dominés, soit déséquilibrés sur le plan nutritif. Ceci rejoint les conclusions de PACONY et PREM (1969) qui montrent que la fertilisation, bien qu'améliorant la résistance des Pins à l'attaque par le L. pinastri, ne suffit pas à elle seule à enrayer de fortes attaques. Le fait que le degré d'attaque soit d'autant plus important que l'arbre est plus petit est d'ailleurs corroboré par les études biologiques du chapitre V, relatives à la hauteur des vols de spores.

Aussi retiendrons-nous cette dernière hypothèse comme la plus vraisemblable et tenterons-nous par de nouvelles mesures et des études de corrélations de l'accréditer en 1970.

73 - Lutte par amélioration du matériel génétique

Les premières observations concernant la sensibilité différente des provenances du Pin sylvestre au Rouge cryptogamique sont très anciennes ; elles ont donné lieu à des essais dès le début du siècle, mais c'est essentiellement grâce aux travaux récents, allemands surtout, que des progrès décisifs ont été faits dans la connaissance des rapports entre l'origine des Pins et l'attaque du Rouge.

731 - Résumé des travaux antérieurs

Après les premières observations de SCHOTT (1904, 1907), on doit à MAYR (1911) les résultats d'un dispositif expérimental permettant de mettre à part les Pins d'origine finlandaise et norvégienne pour leur bonne résistance au Lophodermium. Les Pins d'Europe moyenne (ECOSSE, BELGIQUE, ALLEMAGNE) sont sensibles, mais sans dépérir complètement. Un troisième groupe de provenances d'Auvergne, du Tyrol et de BAVIERE du Nord est pratiquement incultivable dans les conditions allemandes. Par la suite, les auteurs qui se sont à juste titre attachés à cette question ont obtenu des résultats analogues, plus ou moins nuancés. BOLSINGER (1958) et DENGLER (1955) ont confirmé le meilleur comportement des Pins d'origine scandinave vis-à-vis du Rouge, tout en notant un net désavantage des mêmes provenances sur le plan de la croissance. LEIBUNDGUT et SOYKAN (1959) ont été parmi les premiers à noter que l'effet de la provenance pouvait être masqué par des effets secondaires tenant à l'exposition par exemple. Les expériences de provenance les plus complètes sont dues à SCHÜTT, qui a donné à différentes revues, à partir de 1963, les résultats de ses remarquables travaux. Son mérite aura été de choisir 20 provenances d'origine géographique très variée et surtout de répéter les expériences comparatives en dix lieux différents d'Allemagne. Les mesures concernent la croissance en hauteur et une estimation du degré d'attaque selon une échelle à 6 niveaux. Les résultats les plus nets portent sur des différences significatives entre provenances quant aux deux caractères mesurés, mais s'il existe certaines provenances qui poussent partout plus rapidement, il y a des différences considérables de sensibilité au Rouge selon les conditions écologiques des plantations (SCHÜTT 1964b). Le même auteur n'a pas négligé les variations individuelles à l'intérieur de la même provenance (SCHÜTT 1957a, 1958, 1964a) ; mais il a surtout attiré l'attention sur le caractère complexe et probablement multigénique de la résistance au Lophodermium (SCHÜTT 1966a). HATTEMER (1964), à la suite d'observations anciennes de von TUBEUF (1901) et de HAACK (1911), a recherché l'influence éventuelle de la pression osmotique et du pH des extraits d'aiguilles sur la résistance, sans obtenir de corrélation nette ; SCHÜTT et HATTEMER ont tenté, en exploitant par des analyses statistiques poussées leurs données expérimentales,

de définir la cause profonde du mécanisme de la résistance (SCHÜTT 1964d, 1966b ; HATTEMER 1966). Ces considérations ont abouti à la mise au point de méthodes de testage des provenances quant à leur résistance, à des techniques biochimiques dont nous nous sommes inspirés pour l'étude des croissances mycéliennes sur différents milieux (LANIER, HUBBES 1968). L'ensemble nous a conduit à estimer qu'étant donné la complexité du phénomène de résistance, qui fait intervenir des facteurs physiologiques inconnus pour l'instant ou à peine entrevus, il est pratiquement nécessaire de tester, dans chaque région écologiquement distincte, les provenances susceptibles d'y être utilisées.

C'est pourquoi nous l'avons réalisé en forêt de HAGUENAU.

732 - Expérience comparative de provenances de HAGUENAU

L'implantation du dispositif a été réalisée selon les directives générales concernant ce type d'expérience (LACAZE, LEMOINE 1962) afin de pouvoir analyser les résultats selon des méthodes éprouvées.

7321 - Matériels et méthodes

Nous avons réuni une collection de graines de Pin sylvestre, de provenances aussi diversifiées que possible, avec néanmoins un plus grand nombre d'entre elles susceptibles de donner lieu à des applications pratiques aisées (sources courantes de graines provenant de peuplements préalablement sélectionnés).

L'obtention des plants 1-0, qui sont classiquement utilisés pour les plantations de HAGUENAU, a été menée normalement par semis en 1966 dans une pépinière de la forêt même. Toutes les transplantations ont été effectuées la même année 1967, en se réservant des plants en surnombre afin de réaliser les éventuels regarnis (1968) avec des pins ayant vécu strictement dans les mêmes conditions.

Seize provenances ont été retenues (tableau VII.c) et le dispositif installé selon le plan joint (figure VII.4).

A HAGUENAU, dans les premières années d'une plantation, le problème le plus sérieux est l'adaptation des jeunes arbres aux variations du plan d'eau ; c'est pourquoi les blocs ont été installés en tenant le plus grand compte de ce facteur (voir plan et courbes de niveau superposées).

L'espacement retenu entre lignes et plants est celui adopté

normalement à HAGUENAU (1,50 m x 0,80 m). Chaque parcelle unitaire mesure 13,50 m x 7,20 m et contient normalement 81 plants.

Les mesures ont porté :

- la première année (1968), sur le taux de survie après plantation, ce qui donne des indications sur l'aptitude des provenances à la reprise dans les conditions de HAGUENAU ;

- après la première saison de végétation suivant la plantation (hiver 8-69), on a mesuré chaque plant, hauteur totale et longueur de la pousse ;

- en 1969, on a d'une part estimé l'attaque du Rouge (échelle à 5 niveaux) et d'autre part mesuré en fin de saison la pousse annuelle.

La prise en charge des données par la Station de Biométrie du C.N.R.F. a conduit à une analyse de variance non orthogonale, puisque les échecs à la reprise ou l'impossibilité de regarnis pour certaines provenances avaient laissé un certain nombre de données manquantes.

Les données de terrain, brutes ou transformées, nous ont permis de retenir neuf caractères :

6 quantitatifs :

- 1 Hauteur totale atteinte fin 1968
- 2 Longueur de la pousse (flèche 1968)
- 3 Longueur de la pousse 1969
- 4 Hauteur totale atteinte fin 1967 (car.1 - car.2)
- 5 Hauteur totale atteinte fin 1969 (car.1 + car.3)
- 6 Note chiffrée de l'attaque par le Lophodermium.

3 qualitatifs (caractères ou variables discrets)

- 7 Mortalité des plants 1968 - Arc sinus du pourcentage de 0 dans la notation mortalité des plants 1968
- 8 Mortalité des plants 1969 - Arc sinus du pourcentage de 0 dans la notation mortalité des plants 1969
- 9 Arc sinus du pourcentage de 4 dans la notation mortalité due apparemment au Lophodermium.

Il a été procédé également à une analyse multivariable, dite des composantes principales, qui permet de rechercher l'importance relative des composantes de la variation. L'intérêt de ce type d'analyse est qu'elle regroupe les provenances par familles, ayant vis-à-vis des caractères choisis une certaine analogie de comportement. Ainsi pourrait-on rechercher les groupes de provenances résistant bien au Lophodermium ou celles pourvues d'une bonne croissance, ou celles se comportant bien vis-à-vis de ces deux caractères.

Fig. VII 4

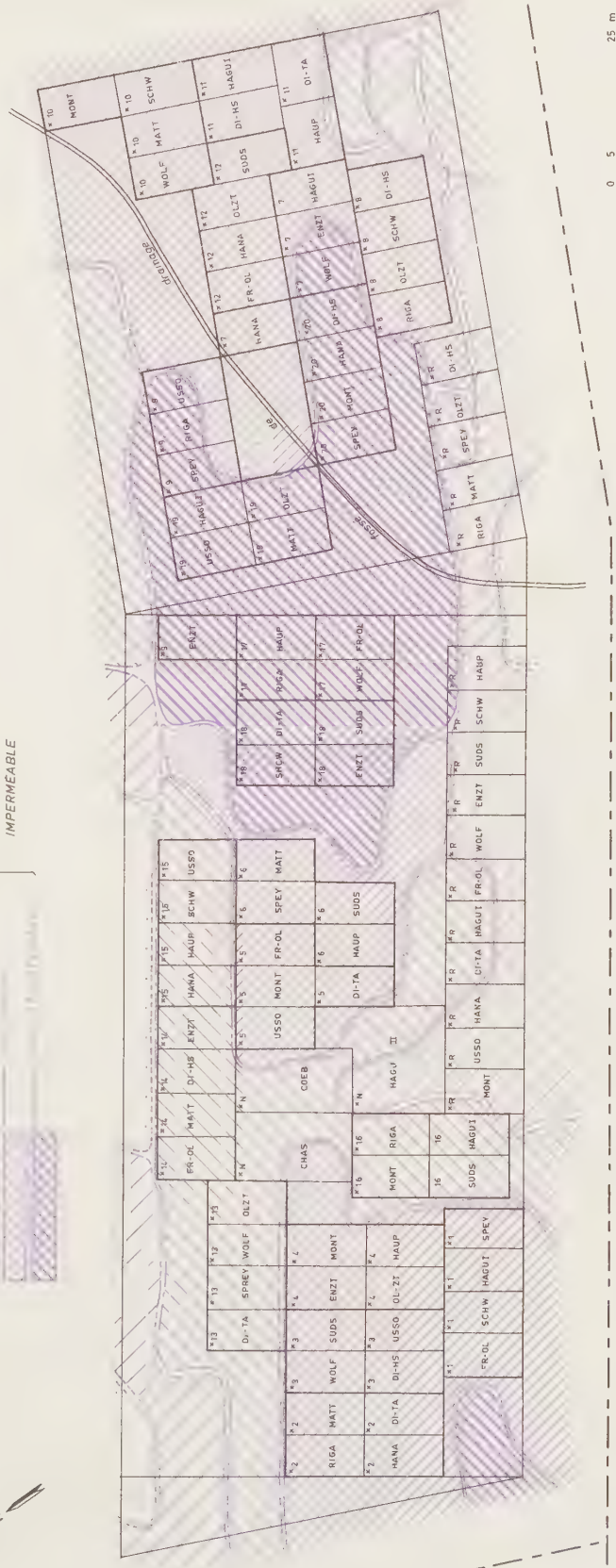
PLANTATION COMPARATIVE DE PROVENANCES DE PINUS SILVESTRIS

FORÊT DOMANIALE D'HAGUENAU

(PARCELLE 255)

$$t = 16 \quad r = 5 \quad b = 20 \quad k = 4 \quad p.u. = 81$$

PROFONDEUR
DU NIVEAU
IMPERMÉABLE



(les 16 premières provenances sont retenues)

Provenances	Abréviation	Expérience blocs	Total	Regarnis	Observations
Montford	MONT	4 5 10 16 20	405	3000	2-5-13 (complet) 18 (77 pl.) 11 (0)
Usson-en-Forez	USSO	3 5 9 15 19	405	1200	
Hanau	HANA	2 7 12 15 20	405	50	
St-Dié Tainterux	DI-TA	2 5 11 13 18	320	0	
Haguenau I	HAGU	1 7 11 16 19	405	90	
Friesig Oldenberg	FR-OL	1 5 12 14 17	405	1200	1-6-13 (complet) 9-20 (59 pl. chacun)
Wolfgang	WOLF	3 7 10 13 17	405	800	
Enztalkiefer	ENZT	4 7 9 14 18	405	450	
Stdschwarzwald	SUDS	3 6 12 16 18	405	180	
Schwäbische Alb	SCHW	1 8 10 15 18	405	540	
Hauptmoorkiefer	HAUP	4 6 11 15 17	405	350	
Riga	RIGA	2 8 9 16 17	405	50	
La Matte	MATT	2 6 10 14 19	405	400	
Vallée de la Spey - Ecosse	SPEY	1 6 9 13 20	361	0	
Olztyn - Pologne	OLZT	4 8 12 13 19	405	500	
St-Dié Hagis Hiser	DI-HS	3 8 11 14 20	405	150	
Chaise-Dieu	CHAS	Neutre	200	-	
Coeby	COEB	Neutre	210	-	
Haguenau II	HAGU	Neutre	400	-	

7322 - Résultats

Nous nous intéresserons d'abord aux résultats des analyses détaillées portant sur le caractère 6, exprimant l'attaque du Rouge cryptogamique.

En éliminant le facteur blocs, pour ne tenir compte que des différences entre provenances, on obtient pour la note d'attaque le tableau suivant :

Tableau VII.d

Source de variation	Somme des carrés	ddl	Carré moyen	F	Seuil %
Blocs	3,7337	19			
Traitements	1,0847	15	0,0723	2,28*	1,69
Erreur	1,3920	44	0,0316		
Total	6,2106	78			

Traitements (Provenances)	Moyennes ajustées
1	1,535
2	1,640
3	1,509
4	1,533
5	1,540
6	1,430
7	1,483
8	1,558
9	1,463
10	1,274
11	1,622
12	1,411
13	1,297
14	1,260
15	1,291
16	1,709

Classement des provenances			
Prov.	Moyenne	1 %	5 %
WOLF	1,260		
MONT	1,274		
HAUP	1,291		
FR-OL	1,297		
DI-HS	1,411		
USSO	1,430		
SPEY	1,463		
MATT	1,483		
SUDS	1,509		
ENZT	1,533		
SCHW	1,535		
HAGU	1,540		
OLZT	1,558		
HANA	1,622		
DI-TA	1,640		
RIGA	1,709		

Nous étudierons ensuite les différences entre provenances sur le plan de la croissance. Elles sont considérables, ainsi que le fait ressortir le tableau suivant, concernant le caractère 5 (hauteur fin 1969).

Tableau VII.e

Source de variation	Somme des carrés	ddl	Carré moyen	F	Seuil %
Blocs	2124,0004	19			
Traitements	4686,4091	15	312,4272	14,64	0,00
Erreur	938,8731	44	21,3380		
Total	7749,2822	78			

Traitements (Provenances)	Moyennes ajustées	Classement des provenances		
		Prov.	Moyenne	1 %
1	37,959	OLZT	53,691	
2	36,260	FR-OL	53,664	
3	39,839	MONT	53,450	
4	37,055	HAGU	52,683	
5	52,683	HAUP	52,348	
6	28,315	WOLF	51,371	
7	28,168	HANA	46,552	
8	53,691	RIGA	45,388	
9	36,134	DI-HS	42,409	
10	53,450	SUDS	39,839	
11	46,552	SCHW	37,959	
12	42,409	ENZT	37,055	
13	53,664	DI-TA	36,260	
14	51,371	SPEY	36,134	
15	52,348	USSON	28,315	
16	45,388	MATT	28,168	

Enfin, l'analyse des composantes principales permet de dresser les deux tableaux suivants, où les provenances sont situées dans deux plans selon les trois caractères : croissance, degré d'attaque et mortalité ; les caractères pris deux à deux figurent les coordonnées de chaque plan.

Tableau VII.f

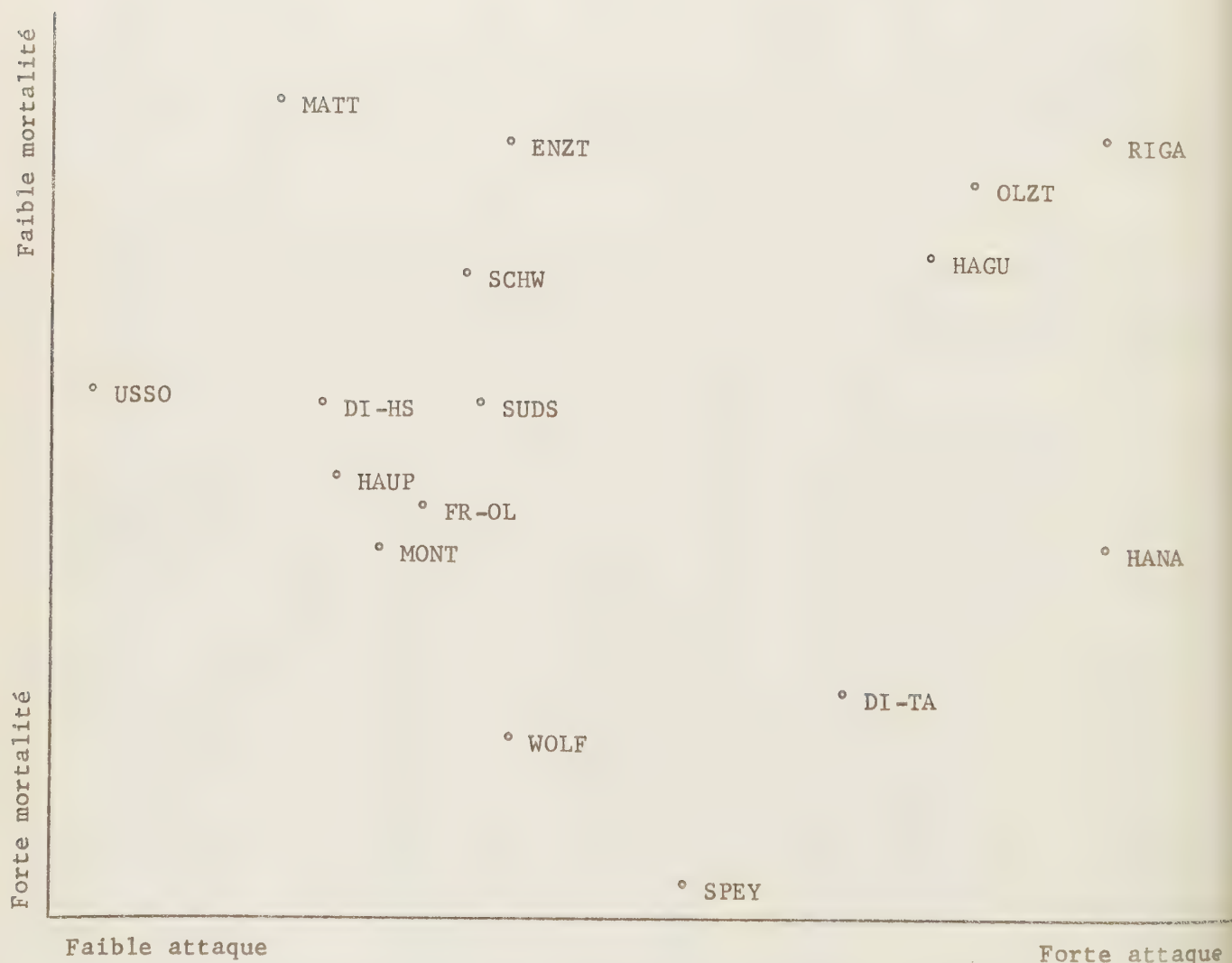
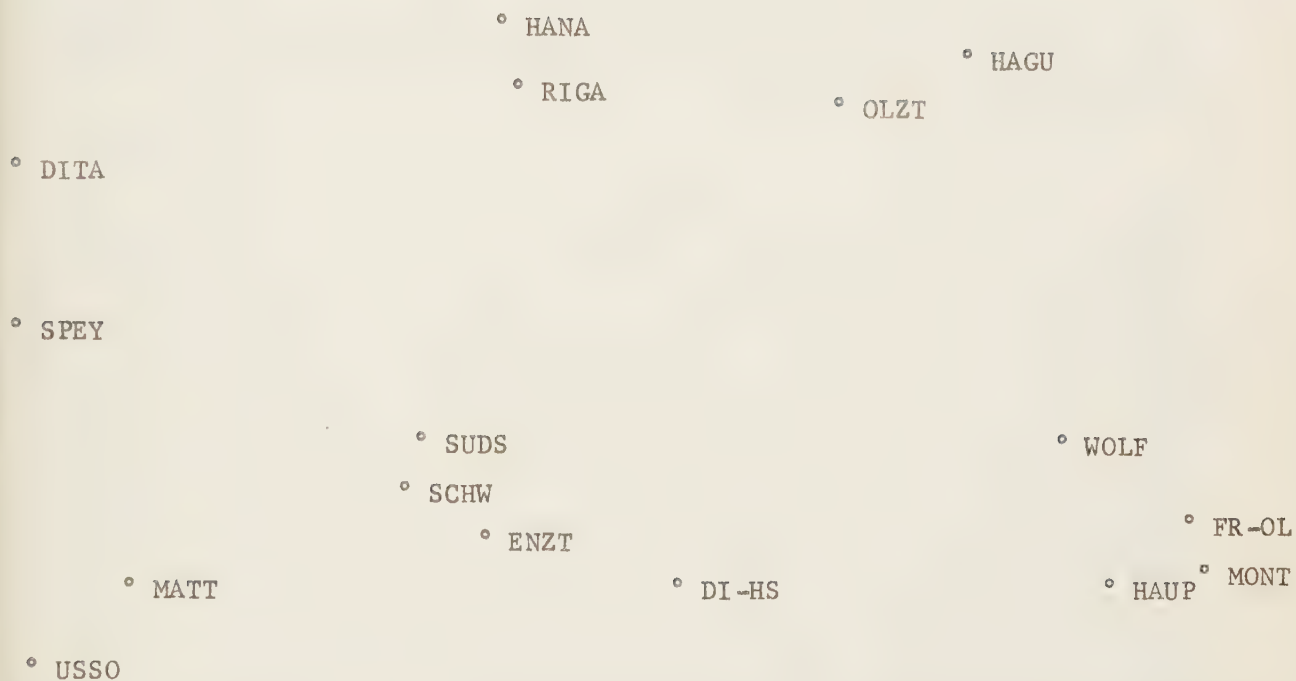


Tableau VII.g



Faible croissance

Forte croissance

7323 - Discussion - Conclusion

La hiérarchie que nous avons établie entre les facteurs liés aux provenances permet de classer celles-ci par groupes relativement homogènes.

Un premier groupe (MONT, FR-OL, HAUP et WOLF est caractérisé par un faible degré d'attaque, une mortalité moyenne à faible et une très bonne croissance. Ce sont dans les conditions de MACHENAU les meilleures provenances.

```

MONT .....
FR-OL .....
HAUP .....
WOLF .....
HAGU .....
OLZT .....
RIGA .....
HANA .....
SCHW .....
SUDS .....
DI-HS .....
ENZT .....
MATT .....
USSO .....
SPEY .....
DITA .....

```

Un second groupe, comportant la provenance HAGUENAU, montre encore des conditions de croissance convenables, mais subit une forte attaque de Rouge. La mortalité reste faible. Il s'agit des provenances locales, de la race polonaise de plaine OLZTYN et des pins de RIGA.

Le troisième groupe, dont la croissance est moyenne à faible, reste néanmoins peu attaqué. Ce sont essentiellement les races de montagne (USSON en FOREZ, la MATTE, la provenance St-DIE HAGIS HISER) et les provenances allemandes prélevées à plus de 600 mètres d'altitude.

Le dernier groupe (provenance écossaise de la vallée de la SPEY et de St DIE TAINTERUX) pousse très mal dans les conditions de HAGUENAU et est soumis à de fortes attaques, suivies de mortalité.

Bien entendu, des conclusions définitives ne peuvent être apportées à la suite d'une seule année d'observations sur l'attaque par le L. pinastri. Pourtant, l'année 1968, avec son été particulièrement humide, aura été favorable au développement du Rouge cryptogamique, ce qui met en évidence des tendances particulières dans le comportement des provenances. Nous retrouvons la tendance, notée par SCHÜTT (1964b), des races de montagne à croître lentement lorsqu'elles sont installées en plaine. L'excellent comportement des races allemandes de basse altitude, WOLFGANG, FRIESIG-OLDENBERG et de Bamberg (HAUP), à la fois quant à la croissance et à la résistance au Lophodermium, devra être suivi dans les prochaines années. En effet, une hypothèse récente de LANGNER (correspondance personnelle) laisse supposer que le L. pinastri, bien qu'homogène sur le plan morphologique, présente des races locales, se différenciant par leur adaptation aux provenances de Pins. Ceci rejoindrait nos observations sur la pathogénie variable du Lophodermium de part et d'autre de l'Atlantique (LANIER 1967b) et pourrait déboucher sur des moyens de lutte nouveaux, par échanges de provenances, se comportant bien sur le plan de la croissance, d'une région à l'autre. Cette hypothèse, actuellement testée par des études génétiques sur les "provenances" du L. pinastri à l'Institut de Génétique forestière de SCHMALENBECK, aurait en outre le mérite d'expliquer les différences de résistance manifestées par les provenances (SCHÜTT 1962, 1963, 1964b, 1966a) selon les régions où elles sont installées, sans qu'on ait pu jusqu'à présent comprendre le mécanisme de cette variation.

(Au moment de mettre sous presse, nous recevons le travail de STEPHAN (1969), qui met en évidence des différences significatives entre les races du Lophodermium pinastri, en particulier sous l'angle de la composition caryologique, ce qui accrédite dès à présent l'hypothèse ci-dessus).

74 - Lutte par voie chimique

Dans le cas du Rouge cryptogamique des Pins, la lutte par des moyens chimiques a été l'une des premières à être utilisée, dès que l'étiologie de la maladie l'a associée avec la présence du L. pinastri.

Depuis les premiers traitements à la bouillie bordelaise de BARTET et VUILLEMIN (1888) près de NANCY, l'utilisation des propriétés fongicides de certains produits a connu trois phases :

- la phase des composés cupriques qui s'est poursuivie sur plus de 60 ans ;
- la phase d'utilisation des fongicides nouveaux de synthèse et des progrès dans l'appareillage, qui a débuté avec le Zinèbe° (1954) en Allemagne et qui s'est poursuivie par l'emploi du Manèbe° (1962) avec un appareillage de mieux en mieux adapté ;
- enfin, surtout depuis les travaux de RACK (1958, 1963b, 1965b), de KOZLOWSKA (1968) et des nôtres (LANIER 1968b, LANIER et AUSSÉNAC 1969), on a tenté de faire correspondre plus étroitement l'époque des traitements avec celle des vols massifs de spores aptes à l'infection.

741 - Analyse des principaux résultats antérieurs

L'efficacité des produits chimiques et en particulier des composés du cuivre, a été reconnue depuis longtemps. En effet le cycle du Lophodermium pinastri comporte un stade très sensible, lorsque ses ascospores doivent être déposées sur les aiguilles, germer et produire un tube germinatif pénétrant au travers des stomates de l'hôte.

Les travaux de RACK (1965b) portant sur l'étude des germinations dans des gouttelettes contenant des fongicides ont montré la grande sensibilité des tubes germinatifs aux produits utilisés. Même à des dilutions très fortes, le Manèbe, par exemple à 2,4 kg de matière active par hectare, à condition que les gouttelettes soient finement divisées, suffit à interdire le développement des tubes germinatifs.

JANCARIK (1965) a montré qu'on pouvait bénéficier d'un

° Ethylène-bis-dithiocarbamate de Zinc.

°° Ethylène-bis-dithiocarbamate de Manganèse.

Le mélange des deux produits, commercialisé sous le nom de Dithane M45, est un fongicide d'une remarquable efficacité contre de nombreux parasites cryptogamiques.

effet synergique en ajoutant au fongicide de la Simazine, herbicide classique, sans séparer l'effet indirect de l'herbicide, qui en détruisant la végétation adventice, peut agir sur l'hygrométrie de la plantation et partant sur la biologie du Lophodermium.

Les méthodes d'application des produits chimiques ont été considérablement améliorées et BEHRNDT (1963) a montré que l'usage de l'hélicoptère pouvait, dans certaines conditions d'homogénéité et d'étendue des surfaces à traiter, être aussi rentable que les classiques appareils à dos ou motorisés.

742 - Recherches personnelles

Notre contribution porte d'une part sur des essais d'amélioration de la distribution des produits, d'autre part, grâce aux précisions concernant la biologie du parasite et relatives aux dates de dispersion et de germination des spores, sur la meilleure coïncidence entre les traitements et les vols infectieux, enfin sur l'étude in vitro de différents fongicides utilisés quant à leur action sur le développement mycélien et sur la germination des ascospores.

7421 - Comparaison du Dithane dilué à l'eau et des brouillards légers huileux Schlofog

L'un des buts de l'installation du dispositif de la parcelle 55 était de comparer l'effet sur le Rouge d'application aux mêmes dates :

- du Dithane M45 à raison de 200 litres par hectare d'une solution à 0,25 % du produit du commerce (65 % de matière active) ;
- d'un traitement léger huileux, le Schlofog, appliqué en brouillard à raison de 15 litres par hectare ;
- par rapport à une zone témoin non traitée.

L'avantage technique du deuxième traitement est évident en forêt, puisqu'il évite des transports d'eau et qu'un homme avec un seul appareil peut traiter un à deux hectares avant de procéder à un nouveau remplissage.

Sur le plan de la division des gouttelettes, ce traitement

a également montré sa supériorité, ainsi qu'on peut l'observer à la loupe sur les aiguilles des pins et sur la végétation feuillue avoisinante. Sur le plan de l'efficacité contre le Rouge, il a fait preuve de bonnes qualités, comparables à celles du Dithane (tableau VII.h).

Tableau VII.h

Produits	Pourcentage des classes d'attaque				
	0	1	2	3	4
Schlofog	5	14	42	20	19
Dithane	0	22	54	21	3
Témoin	0	10	30	52	18

A noter que 5 % des plants, après le traitement au Schlofog, sont entièrement sains (avec leurs deux dernières années d'aiguilles vertes et fonctionnelles), alors que le Dithane n'en protège aucun de façon absolue.

Cette observation est sans doute à rapprocher d'une meilleure répartition des gouttelettes à la surface de l'aiguille. Quant au résultat global un peu plus favorable au Dithane, il tient certainement à l'avantage présenté par des gouttelettes plus grosses, moins sensibles au vent, tandis que le Schlofog doit impérativement être appliqué par temps calme (vitesse du vent inférieure à 0,2 m/s) au risque de voir le nuage emporté au lieu de se déposer.

7422 - Mise au point de la date des traitements

Une très intéressante étude de RACK (op. cit. 1965b) a consisté à traiter des plantations sensibles à des époques successives de l'année, avec chevauchement des dates, de façon à déterminer la période d'efficacité maximum. Il a ensuite rapproché l'efficacité des traitements des vols de spores.

Nous avons préféré le processus inverse et déterminer d'abord les dates de vols de spores pendant les années d'observation, ainsi que les taux de germination rendant ces vols dangereux ; l'ensemble permet après quelques années une prognose certaine et autorise à lancer l'ordre de traitement avec de bonnes chances de succès.

Grâce à des envois réguliers d'aiguilles portant des fructifications apparemment mûres, à des récoltes complémentaires effectuées par notre Laboratoire, enfin par l'examen des lames du piège à spores de HIRST, nous avons pu en 1967, 1968 et 1969 faire procéder aux traitements aux dates suivantes :

Tableau VII.1

Année	1er traitement	2e traitement
1967	10 juillet	16 août
1968	16 juillet	18 août
1969	10 juillet	13 août

Les résultats sur l'ensemble de la forêt ont été excellents, si l'on compare par exemple des parcelles traitées de 3 à 4 ans particulièrement sensibles, avec des parcelles non traitées de 5 à 6 ans (que l'on ne traite plus pour des raisons économiques et parce qu'en principe les plants de cet âge résistent même à une forte attaque de Rouge). 1968, avec son été très humide, a été une année particulièrement favorable au Lophodermium et les parcelles non traitées de 5 à 6 ans sont considérablement attaquées, alors que les parcelles traitées le sont beaucoup moins. A noter la régularité, au cours des trois années d'observation, de la période de maturation des ascospores ; il est probable que ce phénomène correspond à un rythme biologique interne, propre au Lophodermium pinastri.

En 1969, et bien que la maturité du parasite soit acquise vers le 10 juillet, nous aurions pu retarder le premier traitement, si

les prévisions météorologiques avaient pu nous renseigner exactement sur la sécheresse enregistrée dans la deuxième quinzaine de juillet.

7423 - Tests de laboratoire sur les produits chimiques

Il était hors de notre portée d'envisager des essais multiples, faisant intervenir comme dans un Laboratoire de Phytopharmacie toute une série de produits, compte tenu surtout du nombre grandissant de ceux qui sont mis au commerce.

Nous en avons retenu trois, le Dithane, dont nous connaissons déjà l'efficacité pratique, le Delan liquide, à base de Dithianon°, pour un éventuel usage en place du Dithane et un produit à base de Cuivre, le Cuprosan.

La première méthode employée a consisté à cultiver la souche 1710 du Lophodermium sur le milieu classique au malt auquel étaient incorporés les produits plus ou moins dilués. Concentrations : 0,5 - 2,5 - 5 et 25 mg/litre du produit commercial. (Température 22°, 5 répétitions au moins, pour les différentes concentrations de chaque produit).

Les résultats sont exprimés sur des courbes de croissance comparées à un témoin, milieu classique au malt (figures VII.5, 6, 7 et 8).

Les courbes font apparaitre une efficacité comparable du Dithane et du Delan liquide. Une notion intéressante est apportée par la courbe théorique $\frac{T}{2}$ qui correspondrait à la concentration de produit réduisant de moitié la croissance du champignon. On voit qu'elle se situe pour les deux produits entre les concentrations 0,5 et 2,5 mg/litre. Les modifications d'aspect du mycélium en culture sont également dignes d'intérêt. La planche VII.A, B, C, montre nettement l'effet dépressif des deux composés, plus prononcé peut-être dans le cas du Dithane à faible concentration.

° Delan liquide. Solution commerciale à 250 g/litre de Dithianon.
Dithianon = 1-4 Dithia-anthraquinone 2-3 dicarbonitrile. Produit complexe d'efficacité connue contre diverses cryptogames parasites.



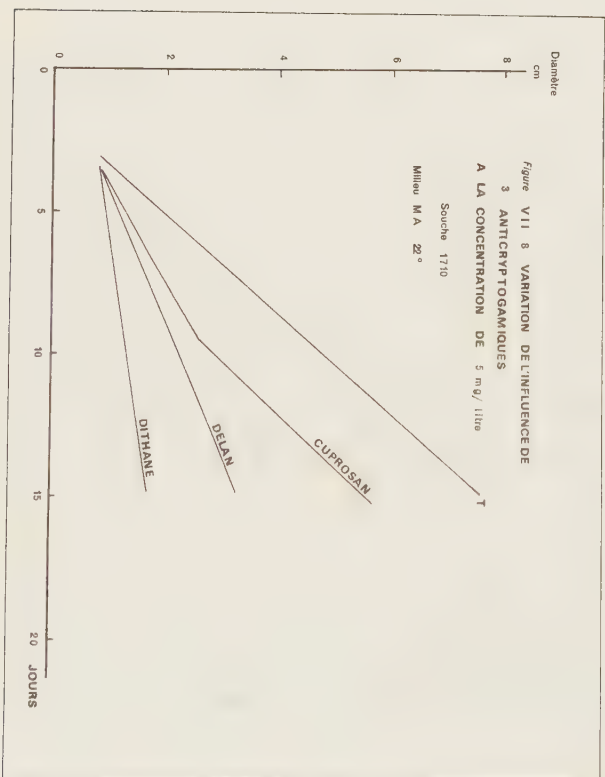
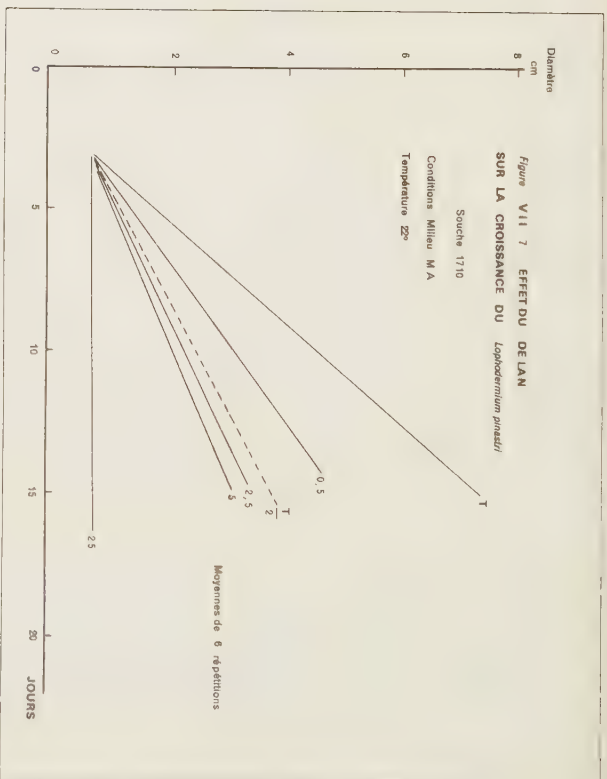
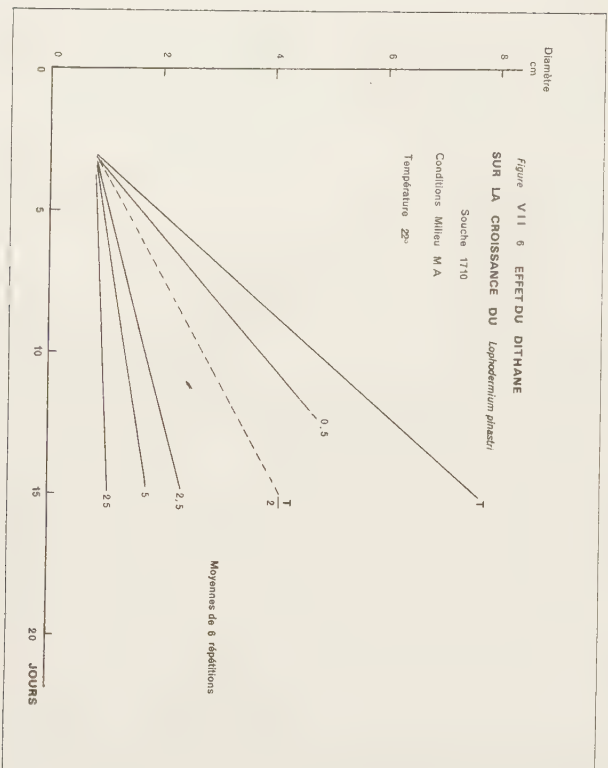
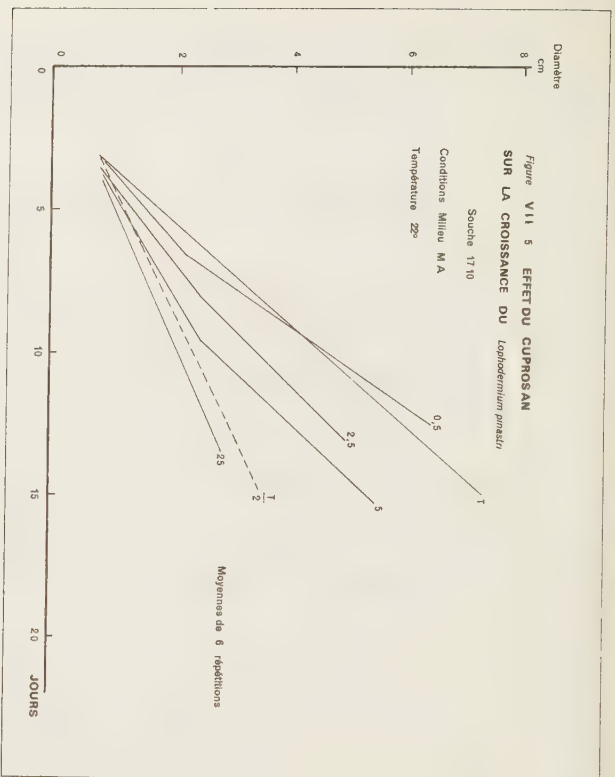




Planche VII - Essais d'anticryptogamiques

A Culture du Lophodermium en présence de Dithane M45, solution du commerce.

T	Milieu MA
1	" " + 0,5 mg/l
2	" " + 2,5 mg/l
3	" " + 5 mg/l
4	" " + 25 mg/l

B Culture du Lophodermium en présence de Delan liquide, solution du commerce.

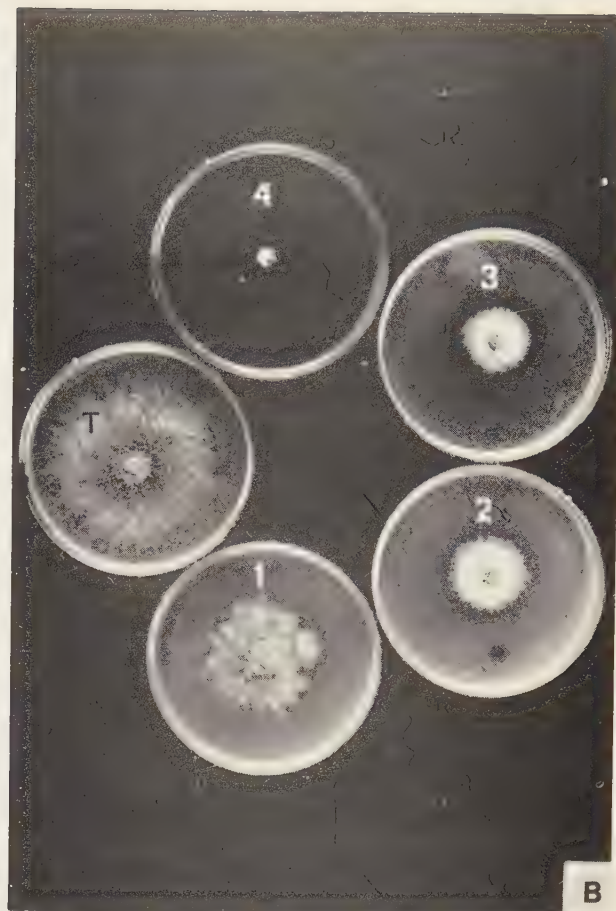
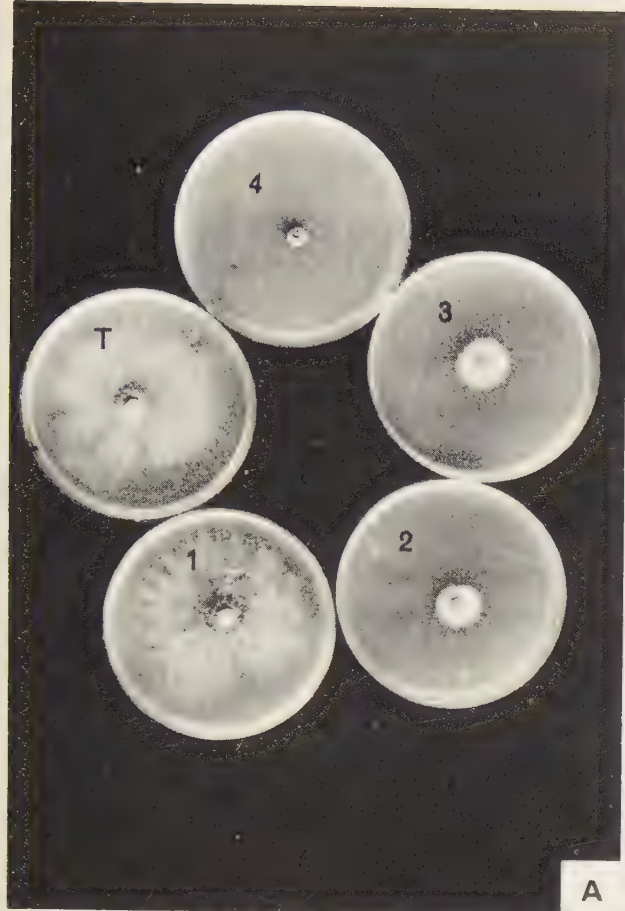
T 1 2 3 4 (cf. Dithane)

C Culture du Lophodermium en présence de Cuprosan, solution du commerce.

T 1 2 3 4 (cf. Dithane)

D Essais de germinations en présence de différents fongicides.

T	Germinations - Témoin
1	Dithane - concentrations 0,1 - 1 - 10 - 100 - 500 ppm.
2	Cuprosan - concentrations cf. Dithane.
3	Schlofog - concentrations cf. Dithane.
4	Delan liquide - concentrations cf. Dithane.





Afin de compléter ces essais en nous plaçant dans des conditions très voisines de celles de la nature, nous avons monté une série d'expérimentations utilisant le processus suivant :

Une projection d'ascospores est obtenue sur gélose au malt selon la méthode désormais classique, exposée au chapitre V. De petites pastilles de milieu gélosé calibrées à l'emporte-pièce sont prélevées dans des zones où les spores sont abondantes. Elles sont disposées dans une boîte de Pétri sterile selon la figure D de la planche VII, c'est-à-dire avec un nombre minimum (4 ou 5) de répétitions, de témoin et des concentrations de produit à tester. Les solutions de ce dernier sont apportées à la micropipette (une gouttelette calibrée). Le témoin reçoit une gouttelette d'eau distillée.

On observe chaque jour au microscope, en séparant les germinations actives (types I et II définis au chapitre V, § 52) des germinations avortées dites "en marteau", type III, que l'on peut considérer comme sans valeur pour le développement ultérieur du champignon.

Nous retrouverons des notions acquises dans l'étude de l'influence des composés anticryptogamiques sur la croissance mycélienne. Les concentrations extrêmement faibles ont un effet nul. A partir d'un certain seuil (10 ppm), l'action devient sensible et se traduit d'abord par l'avortement des germinations débutantes, puis par l'absence de germination. Là encore, il semble que le Dithane soit efficace à plus faible concentration que le Delan et surtout que le Cuprosan. (tableau VII.j).

Le procédé a l'avantage de montrer une fois de plus le très fort pourcentage de germinations actives, lorsqu'on s'adresse à des ascospores projetées en période favorable, à partir d'hystérothécies fraîches.

Ces essais confirment et prolongent les travaux de RACK (1965b), en montrant la sensibilité des tubes germinatifs à des concentrations relativement peu élevées de fongicides (10 ppm). Ils seraient utilement complétés par des études sur la rémanence en nature, qui détermineraient par exemple le nombre d'ondées ou la quantité de pluie nécessaire pour abaisser la concentration des taches de produit en-dessous du seuil de 10 ppm.

Tableau VII. j

Produit	Concentration	% de spores de chaque type			Observations
		I et II Germ. actives	III Germ. avortées	Non germées	
Dithane M45	Témoins	86	6	8	Moyennes de 4 témoins
	0,1 ppm	87	2	11	5 répétitions (sept. 1969)
	1 ppm	64	22	14	" "
	10 ppm	34	53	13	" "
	100 ppm	0	49	51	" "
	500 ppm	0	3	97	" "
Delan liquide	Témoins	75	18	7	5 répétitions
	0,1 ppm	76	11	13	6 répétitions fin sept. 1969
	1 ppm	68	25	7	" "
	10 ppm	66	27	7	5 répétitions
	100 ppm	5	52	43	" "
	500 ppm	0	63	37	" "
Cuprosan	Témoins	85	12	3	5 répétitions (sept. 1969)
	0,1 ppm	66	15	19	6 répétitions
	1 ppm	71	6	23	" "
	10 ppm	52	23	25	" "
	100 ppm	0	37	63	" "
	500 ppm	0	52	48	" "

CONCLUSIONS GENERALES

Au terme d'une telle étude, il peut sembler nécessaire de confronter les résultats acquis avec les buts fixés au préalable.

Après avoir défini le cadre du travail entrepris, nous avons été amené à préciser l'organisation morphologique du Pin sylvestre sain, en particulier quant au nombre d'aiguilles qu'il est censé constituer chaque année. Ce premier point permet d'estimer l'importance que revêt la chute naturelle des aiguilles.

Si le pin en perd davantage, une partie de cette défoliaison est due au Lophodermium pinastri. Reconstituée par voie expérimentale, la défoliaison contrôlée nous a montré le rôle de chaque année d'aiguilles dans le phénomène de croissance.

Sur le plan de la biologie du Lophodermium pinastri, nous avons reconnu, dans le cas de HAGUENAU, des rythmes qui sont propres à cette espèce. Les conditions de l'infection, sous la dépendance combinée de la température, de l'état hygrométrique, des pluies, de l'époque de l'année, ont pu être pour partie élucidées.

Les études in vitro, portant sur les exigences du champignon et en particulier sur celles de ses ascospores, nous ont amené à nous intéresser de plus près à ces dernières. Plusieurs types, aisément

reconnaissables, ont été définis et les conditions de leur dissémination active précisées. Cette dissémination est sous l'étroite dépendance des précipitations. Une approche théorique de l'étude des spores, en tant que solides physiquement isolés, en suspension dans l'air, a permis de prévoir les caractéristiques de leur vol, ainsi que celles de la dissémination d'autres spores de forme connue.

Les calculs théoriques relatifs à la vitesse-limite de chute des ascospores du Lophodermium pin-strob., à leur distance de dispersion et à la hauteur qu'elles peuvent atteindre, ont permis d'expliquer et de corroborer certaines observations faites en nature ou au laboratoire.

L'étude in vitro des conditions de croissance du mycélium, seul ou en présence de concurrents biologiques, nous a ouvert des horizons sur les possibilités d'une lutte concertée, basée sur de meilleures connaissances en écologie. Les travaux dans ce domaine seront longs, car ils nécessitent, pour être menés à bien, la comparaison des populations fongiques en différents lieux et à différentes époques de l'année.

D'ici là et pour pallier le grave danger présenté par le parasite pour les jeunes plantations de Pin sylvestre, nous avons perfectionné, grâce aux travaux fondamentaux de biologie, les moyens de lutte antérieurement connus.

- L'intérêt des sarclages et des dégagements dans les premières années d'installation des plants a été confirmé.

- Le mélange d'essences feuillues pied à pied devra faire ses preuves sur le plan biologique, compte tenu des difficultés techniques, en attendant de pouvoir être recommandé.

- L'amélioration des conditions de nutrition des plants ne semble pas devoir permettre de se soustraire aux autres procédés de lutte. Bien plus, certains ions apportés (P) paraissent favoriser le développement du parasite.

- La voie génétique est prometteuse et, dès à présent, nous pouvons noter des différences de comportement entre les provenances de Pin sylvestre sur le plan de la croissance et vis-à-vis de l'attaque du Rouge ; certaines provenances semblent meilleures que la race locale à ces deux points de vue, mais ces premières observations demandent à être confirmées.

- La lutte chimique, maintenant bien au point, avec des produits actifs, relativement aisés à mettre en oeuvre, distribués au moment précis où leur action sera la plus efficace, reste au moins provisoirement la meilleure défense. Le grave problème de la rémanence des produits est également en voie de solution, grâce à l'emploi des brouillards légers huileux.

Mais si le problème posé par le Rouge cryptogamique des Pins, dans le cadre limité que nous nous étions fixé, peut sembler résolu pour l'essentiel, il reste quantité de questions, posées au plan fondamental, que nous avons laissées sans réponse :

- Tant que nous n'aurons pas réussi à reconstituer in vitro, de l'ascospore à l'ascospore, le cycle biologique du champignon, le déterminisme précis de la reproduction sexuée restera un mystère.

- Pourquoi certains pins à cinq feuilles ou même à deux feuilles sont-ils, dans des conditions de contamination identiques, insensibles au Lophodermium ? Pourquoi cette insensibilité relative, notée même au niveau des provenances et qui ne s'explique pas par des considérations sur le nombre ou la disposition des stomates ?

La voie génétique des races du champignon, actuellement abordée par nos collègues allemands, peut apporter une réponse à ces questions. Mais une autre réponse peut être fournie, en approfondissant l'étude de la composition biochimique de l'hôte, à peine amorcée. Les travaux de SCHÜTT, que nous avons continués avec HUBBES, paraissent à terme la voie la plus sûre, car ils apporteront, outre la réponse aux deux précédentes questions, des notions de physiologie et de biochimie végétales utiles à toutes les sciences se préoccupant de ce monde immense et mal connu : un petit plant de Pin sylvestre en forêt de HAGUENAU.



B I B L I O G R A P H I E

Nous n'avons conservé dans la liste ci-dessous que les articles ou ouvrages qui nous ont été accessibles, soit écrits dans l'une des langues lues, soit avec un résumé suffisamment substantiel pour que l'on puisse supposer les principaux résultats analysés.

- Anonyme 1943 The slide-germination method of evaluating protectant fungicides. *Phytopathology*, 33, 627-632.
- Anonyme 1953 Vorbeugemassnahmen gegen Kiefernscutte. *Holz-Zentralbl.*, 79, 6, 42.
- Anonyme 1954a Sortierung der Kiefernscutlinge als Schutzmassnahme gegen die Kiefernscutte. *Las Polski. Warsz.*, 28, 2, 13-15.
- Anonyme 1954b Untersuchungen über die Bekämpfung von Lophodermium pinastri in Pflanzgärten und Kulturen der gemeinen Kiefer. *Roczn. Nauk. Lesn.*, IV, Pr. Nr. 118, 181-203.
- Anonyme 1955 The defoliation of pines with particular reference to Lophodermium pinastri. *Scot. For.*, 7, 1, 17-22.
- ATTIWILL P.M., OVINGTON M. 1968 Determination of forest biomass. *For. Sci.*, 14, 1, 13-25.
- BANFIELD W.M. 1962 Experiment evidence of pathogenicity for the Lophodermium associated with dead needles of eastern white pine. *Abstr. in Phytopathology*, 52, 1, 2.
- BANFIELD W.M. 1963 Comparative development of the Hypoderma and Lophodermium needle casts of eastern white pine. *Abstr. in Phytopathology*, 53, 8, 870.
- BARNETT H.L. 1959 Plant disease resistance. *Ann. Rev. Microbiol.*, 13, 191-210.
- BARTET J., VUILLEMIN G. 1888 Recherches sur le Rouge des feuilles du Pin sylvestre et sur le traitement à lui appliquer. *C.R. Acad. des Sci. Paris*, CVI, 628.
- BEHRNDT W. 1963 Use of helicopters in forest protection. *Allg. Forst-zeitschrift*, 18, 3, 46-49.
- BELLEMERE A. 1967 Contribution à l'étude du développement de l'apothécie chez les Discomycètes inoperculés. (Thèse) *Bull. Soc. Mycol. France*, LXXXIII, 3, 395-931.
- BERGER H. 1907 Versuche über die Kiefernscutte. *Tharandter Forstl. Jb.*, 57, 510-512.

- BOLLAND G. 1957 Resistenzuntersuchungen vor allem über Kienzopf und Schütte an der Kiefer (Peridermium pini und Lophodermium pinastri). Züchter, 27, 38-47.
- BOLSINGER A. 1958 Erste Ergebnisse von Vergleichsanbauten mit schwedischen Kiefern in Südwürttemberg-Hohenzollern. Allg. Forstz., 13, 21, 291-294.
- BOYCE J.S. Jr 1951 Lophodermium pinastri and needle browning of southern pines. J. For., 49, 20-24.
- BRENNEJZEN B. 1959 Versuch zur Bekämpfung der Kiefernscütte (Lophodermium pinastri Chev.) mit Hilfe verschiedener chemischer Präparate. Las Polski. Warsz., 33, 22, 17.
- BULLER A.H.R. 1909 Researches on fungi. Longmans, London, vol. 1.
- BÜRGER H. 1931 Einfluss der Herkunft des Samens auf die Eigenschaften der forstlichen Holzgewächse. III. Mitt. Die Föhre. Mitt. Schweiz. Anst. forstl. Versuchs., 16, 153-230.
- BÜRGER H. 1941 Holz, Blattmenge und Zuwachs V Fichten und Föhren verschiedener Herkunft auf verschiedenen Kulturorten. Mitt. Schweiz. Anst. forstl. Versuchs., 22, 10.
- BÜRGER H. 1948 IX. Die Föhre. Mitt. Schweiz. Anst. forstl. Versuchs., 25, 435.
- CHADEFAUD M. 1960 Les végétaux non vasculaires. (Cryptogamie). Traité de Botanique. Masson éd., Paris, 1018 pp.
- CHAMBERLAIN A.C. 1967 Deposition of particles to natural surfaces. In GREGORY and MONTEITH, Airborne microbes, Cambridge University Press, p. 139.
- CHIBA O. 1967 Studies on Lophodermium needles cast of pines. Bull. For. Exper. St. Tokyo, 201, 175-197.
- CHWALINSKI K. 1964 Obserwacje nad biologią osutki Sosny Lophodermium pinastri (Schr.) Chevall. W roku 1962. Poznan. Tow. Przyj. Nauk Prace Kom. Nauk Roln Lesn., 17, 1. R.A.M., 44, 10, n° 2643, 1965.
- CHWALINSKI K. 1967a Introductory study on the influence of soil fungi on Lophodermium pinastri (Schr.) Chev. Poznan. Tow. Przyj. Nauk Prace Kom. Nauk Roln Lesn., 21, 2, 371-375.
- CHWALINSKI K. 1967b Observations on the biology and control of needle cast Lophodermium pinastri (Schr.) Chev. performed in the year 1963. Poznan. Tow. Przyj. Nauk Prace Kom. Nauk Roln Lesn., 21, 2, 377-397.
- CLAYTON C.N. 1942 The germination of fungous spores in relation to controlled humidity. Phytopathology, 32, 11, 921-943.
- COSTONIS A.C., SINCLAIR W.A. 1967 Effects of Lophodermium pinastri and Puccinia pullulans on healthy and ozone-injured needles of Pinus strobus. Phytopathology, 57, 8, 801.

- DARKEN M.A. 1961 Applications of fluorescent brighteners in biological techniques. *Science*, 113, 1704-1705.
- DARKER G.D. 1932 The *Hypodermataceae* of conifers. *Contr. Arnold Arboretum of Harvard University*, I, 1-131.
- DARKER G.D. 1967 A revision of the genera of *Hypodermataceae*. *Can. J. Bot.*, 45, 8, 1399-1444.
- DAVIS D.R., SECHLER D. 1966 A simple, inexpensive, continuous sampling spore trap. *Plant Dis. Repr.*, 50, 12, 906-907.
- DE AZEVEDO N., SANTOS A., MACARA A. 1963 O *Lophodermium pinastri* (Schrad.) Chev. como agente da "doença do vermelho" em *Pinus* sp. *Bol. Soc. Broteriana*, 37, 2, 127-142.
- DEBAZAC E.F. 1961 I. Développement de la ramification. Les modalités de la croissance en longueur chez les pins. *Bull. Soc. Bot. France*, 3-4, 114-119.
- DENGLER A. 1955 Schütteversuch mit finnischen und märkischen Kiefern. *Archiv. f. Forstw.*, 4, 1, 4-8.
- DONAUBAUER E. 1958 Über die Schüttekrankheit der Kiefern. *Allg. Forstz.*, Wien, 69, 13/14, 180-181.
- DONAUBAUER E. 1967 Ernährung und Krankheitsbefall bei Forstpflanzen. XIVE IUFRO-KONGRESS, München, Sect. 24, p. 400.
- DUFRENOY J. 1926 Rouge et chute des aiguilles du *Pinus silvestris*. *Rev. Eaux et Forêts*, 64, 95-96.
- EGGERT J. 1959 Neue Wege zur Überwindung der Kiefernshütte durch Standorts- und pflanzengerechte Düngung. *Bauernbl. Landpost für Schleswig - Holstein* 31.
- FALCK R. 1927 Über die Grössen, Fallgeschwindigkeiten und Schwebewerte der Pilzsporen und ihre Gruppierung mit Bezug auf die zu ihrer Verbreitung nötigen Temperaturströmungs Geschwindigkeiten. *Ber. deutsch. bot. Ges.*, 45, 262-281.
- FARKAS G.L., KIRALY Z. 1962 Role of phenolic compounds in the physiology of plant diseases and disease resistance. *Phytopathol. Z.*, 44, 105-150.
- FAVRE H. 1949 *Cours de mécanique*. Leemann éd., Zürich.
- FIEDLER H.J. 1967 The effect of age and site on the development and nutrient content of pine needles. *Archiv. f. Forstw.*, 16, 6/9, 609-616.
- FISCHER H. 1957 Zur Föhrenshütte *Lophodermium pinastri*. *Schweiz. Z. Forstw.*, Zürich, 108, 4/5, 260-270.
- FISCHER H. 1959 Betrachtungen zur Entwicklung der Schütte-Erkrankung der Kiefernkulturen im Klever Reichswald. *Forst- u. Holzw.*, Hannover, 14, 18, 403-404.

- FRY K.E., WALKER R.B. 1967 A pressure-infiltration method for estimating stomatal opening in conifers. *Ecology*, 48, 1, 155-157.
- GÄUMANN E. 1951 Pflanzliche Infektionslehre. Verlag Birkhäuser, Basel, 681 pp.
- GÄUMANN E. 1964 Die Pilze. Zweite Auflage. Verlag Birkhäuser, Basel, 541 pp.
- GILMAN J.C. 1957 A manual of the soil fungi. 2e ed. Iowa State University Press, 450 pp.
- GOOSEN H. 1955 Bekämpfung der Kiefernscütte. Landwirtschaft. Wochenblatt Lippe, Münster/Westf., Jg 112, F. 28.
- GOOSEN H. 1961 Erfordert die Kiefernscütte eine vorbeugende Behandlung. Landwirtschaft. Wochenblatt Westfalen Lippe, Münster/Westf., Jg 118, F. 30.
- GORDON C.C. 1965 Morphology of the Hypodermataceae. Thirteenth West. Int. For. Dis. Work Conf.
- GORDON C.C. 1966 Ascocarpic centrum ontogeny of species of Hypodermataceae of conifers. *Amer. J. Bot.*, 53, 4, 319-327.
- GORDON C.C. 1968 Ascocarpic centrum ontogeny of species of Hypodermataceae of conifers. *Amer. J. Bot.*, 55, 1, 45-52.
- GORDON J.C., GATHERUM G.E. 1967 Correlations among fresh weight, dry weight and total length of needles of scotch pine seedlings. *For. Sci.*, 13, 4, 426-436.
- GRABOWSKI J. 1964 Ist das Spritzen der Kiefer gegen die Kiefernscütte zweckmässig? *Las Polski. Warsz.*, 38, 7, 11-12.
- GREGORY P.H. 1952 Presidential address : fungus spores. *Trans. Brit. Mycol. Soc.*, 35, 1, 1-18.
- GREGORY P.H. 1957 Electrostatic charges on spores of fungi in air. *Nature*, 180, 330.
- GREGORY P.H., GUTHRIE E.J., BUNCE M.E. 1959 Experiments of splash dispersal of fungus spores. *J. Gen. Microbiol.*, 29, 328-354.
- GREGORY P.H. 1961 The microbiology of the atmosphere. Leonard Hill Books Ltd, London, 251 pp.
- GREGORY P.H. 1966 The fungous spore : what it is and what it does. In "The fungous spore" Symp., 1-14.
- GROOT R.C. de 1968 Diurnal cycles of airborne spores produced by forest fungi. *Phytopathology*, 58, 9, 1223-1229.
- GUITTET J. 1967 Composition et modifications de la litière du Pin sylvestre dans les pays ouverts en sol de prairie xérophile. *Oecol. Plant.*, Paris, 2, 1, 43-62.
- HAACK O. 1911 Der Scüttepilz der Kiefer. *Z. Forst- u. Jagdwes.*, 43, 4, 329-357, 402-423, 481-501.

- HAGEM O. 1928 Lophodermium-Schütte in West Norwegen. Zeitschr. f. Pflanzenkrankh., 38, 7/8, 193-208.
- HANSO M. 1964 Manni-pudetove tekitaja (Lophodermium pinastri Chev.) bioloogiast Eestis. Referat. Zh. Rasten, 16, 478. R.A.M., 44, n° 1294, 1965.
- HATTEMER H.H. 1964 Die Reaktion und das osmotische Wert des Nadelzellsafte von Kiefern (Pinus silvestris L.) verschiedener geographischer Herkunft im Zusammenhang mit der Anfälligkeit gegen die Schütte (Lophodermium pinastri). Hamburg. Komm. Verl. Wiedebusch, Mitt. Bundesforsch., Reinbeck, 56, 97-200.
- HATTEMER H.H. 1965 Reaktionen von verschiedenen Kieferprovenienzen gegen Lophodermium pinastri. Allg. Forst- u. Jagdz., 136, 10, 242-248.
- HATTEMER H.H. 1966 Geographic variation of resistance to Lophodermium pinastri in scots pine. In Breeding Pest-Resistant Trees, Pergamon Press, Oxford, 97-102.
- HAYES A.J. 1965 Some microfungi from scots pine litter. Trans. Brit. Mycol. Soc., 48, 2, 179-185.
- HAYES A.J. 1967 Pinus silvestris. Biology of forest soils : mycology of scots pine litter. Rep. For. Res. For. Comm., London, 66/67, 147-148.
- HELMS J. 1925 Provenienschforsøg med Skovfyr. II. Det. Forstl. Forsogsv. i. Danmark, 9, 202-220.
- HENDRIX J.W., TU J.C. 1963 The possible use of pine needles as spores traps. Abstr. in Phytopathology, 53, 8, 878.
- HENNINGS D. 1956 Beobachtungen zur Kiefernsschütte 1955. Forst- u. Holzw., II, 5, 100-102.
- HIRST J.M. 1952 An automatic volumetric spore trap. Ann. Appl. Biol., 39, 2, 257-265.
- HIRST J.M. 1953 Changes in atmospheric spore content : diurnal periodicity and the effects of weather. Trans. Brit. Mycol. Soc., 36, 375-393.
- HÖHNEL F. von 1917 Mykologische Fragmente CXXXIII : Über die Gattung Lophodermium. Ann. Mycol., 15, 311-313.
- HUBER B.U., KELLER H. 1957 Empfehlungen für die Bekämpfung der Kiefernsschütte. Allg. Forstz., 12, 22/23, 273.
- HUFFEL G. 1912 Influence de la provenance des graines sur la qualité des plantes. Rev. Eaux et Forêts, 51, 673-682, 705-715, 737-744.
- INGOLD C.T. 1960 Dispersal by air and water. The take-off. In HORSFALL and DIMOND. Plant Pathology Academic Press, New York, London, 5, 137-168.

- JACQUIN F., MANGENOT F. 1966 Formation de composés de types humiques à partir d'extraits foliaires. Trans. Comm. II & IV, Int. Soc. Soil Sci., Aberdeen, 53-57.
- JAHNEL H., JUNGHANS B. 1958 Experimentelle Untersuchungen zur Biologie des Erregers der Kiefernscütte (Lophodermium pinastri). Wiss. Z. Techn. Hochschule, Dresden, 8, 1, 165-169.
- JANCARIK V. 1959 Die Kiefernscütte, ein immer aktuelles Problem. Lesn. Prace Praha, 38, 7, 294-299.
- JANCARIK V. 1965 Synergetic effectiveness of organic fungicides Zineb and TMDT in combinaison with Simazin against the scots pine needle cast. Comm. Inst. For. Csl., 4, 227-234.
- JANCARIK V., TEMMLOVA B. 1968 The effectiveness of new fungicides in the control of needle cast of scots pine. Prace Vulhm., 35, 49-82.
- JONES S.G. 1935 The structure of Lophodermium pinastri (Schrad.) Chev. Ann. Bot., 49, 196, 699-728.
- JOUAN B., LEMAIRE J.M., ARNOUX J. 1964 Eléments d'appréciation des interactions entre champignons cultivés in vitro. Phytiatric Phytopharmacie, 13, 185-195.
- JUNG J. 1960 Die Schütteepidemie 1955 bis 1958 und ihre Bekämpfung. Mitt. Staatsforstvert. Bayerns, München, 31, 71-75.
- JUNG G. 1962 Etudes écopédologiques dans le Massif forestier de HAGUENAU (Bas-Rhin). D.E.S. Université de Strasbourg, 1-57.
- KALELA A. 1937 Zur Synthese der experimentelle Untersuchungen über Klimarassen der Holzgarten. Comm. Inst. For. Fenn., 24, 5.
- KELLER H. 1960 Erfahrungen bei der Bekämpfung der Kiefernscütte Lophodermium pinastri und des Eichenwiclers im Reg. Bez. Trier. Grüne Farbe, Montab. Ww., 12, 1, 3-8.
- KENDRICK W.B., BURGESS A. 1962 Biological aspects of the decay of Pinus silvestris leaf litter. Nova Hedwigia, 4, 313-342.
- KERN H. 1956 Problems of incubation in plant diseases. Ann. Rev. Microbiol., 10, 351-368.
- KILIAN C., LIKHTE V. 1924 Observations sur le genre Lophodermium. C.R. Soc. Biol., Strasbourg, 91, 574-576.
- KING J.P., NIENSTAEDT H. 1965 Variations in needle cast susceptibility among 29 jack pine seed sources. Silvae Genetica, 14, 6, 177-208.
- KOBERG H. 1966 Fertilisers and mycorrhizal. A pot experiment with Pinus silvestris. Forstw. Cbl., 85, 11/12, 371-379.
- KOZLOWSKA C. 1968 Investigations on the sporulation of Lophodermium pinastri. Prace Inst. Bad. Lesn., 353, 97-112.
- KOZLOWSKI T.T. 1967 Diurnal variations in stems diameters of small trees. Bot. Gaz., 128, 1, 60-68.

- KUHNHOLZT-LORDAT G. 1957 Les problèmes généraux de phytopathologie dans le cadre de la parasitologie générale. Rev. de Mycologie, XXII, 1, 25 pp.
- KUTHE K. 1959 Mehrjährige Erfahrungen bei der Bekämpfung der Kiefernscütte (Lophodermium pinastri) in Hessen. Gesunde Pflanzen, Frankfurt-a. Main, 11, 8, 145-151.
- LACAZE J.F., LEMOINE M. 1962 Les plantations comparatives d'espèces et de provenances. Dispositifs. Installation. Mesures. Notes Techniques Forestières, n° 12, 22 pp.
- LAMB H. 1916 Hydrodynamics. Cambridge University Press.
- LANGNER W. 1933 Über die Scüttekrankheit der Kiefernadeln (Pinus silvestris und P. strobus). Phytopathol. Z., 6, 625-640.
- LANGNER W. 1963 Individuelle Reaktion einjähriger Kurtztriebadeln von Pinus silvestris L. auf Befall durch Lophodermium pinastri (Schrad.) und Phoma acicola. Silvae Genetica, 12, 2, 58-62.
- LANIER L. 1963 Monographie pathologique des Pins à deux feuilles. Ann. Ec. Nat. Eaux et Forêts et St. Rech. Exp. For., XX, 1, 75-111.
- LANIER L. 1964 Lutte par voie de l'amélioration physiologique contre un saprophyte à tendance parasitaire : Lophodermium pinastri (Schrad.) Chev. Comm. Groupe d'Etudes des Problèmes de Physiologie de l'Arbre, Paris.
- LANIER L. 1965a Expérience d'estimation d'une éventuelle croissance intercalaire chez le Pin sylvestre. Comm. Groupe d'Etudes des Problèmes de Physiologie de l'Arbre, Paris.
- LANIER L. 1965b Contribution à l'étude du Rouge cryptogamique des pins dû à Lophodermium pinastri (Schrad.) Chev. Rev. For. Franç., 5, 354-364.
- LANIER L. 1967a Influence des aiguilles de différents âges sur la croissance du Pin sylvestre (Pinus silvestris L.). C.R. XIVE Congrès IUFRO, Munich, Sect. 24, 501-508.
- LANIER L. 1967b Morphologie du Lophodermium pinastri (Schrad.) Chev. dans les conditions européennes et américaines. Comparaison avec le Lophodermium nitens Darker. Bull. Soc. Mycol. Fr., LXXXIII, 4, 959-979.
- LANIER L. 1968a Contribution à l'étude du Rouge cryptogamique du Pin sylvestre dû au Lophodermium pinastri (Schrad.) Chev. Etude phénologique sur la chute des aiguilles et sur la maturation des hystérothécies. Ann. Sci. Forest., 25, 1, 35-50.
- LANIER L. 1968b Contribution à l'étude du Rouge cryptogamique du Pin sylvestre dû au Lophodermium pinastri (Schrad.) Chev. Germination des ascospores. Ann. Sci. Forest., 25, 2, 69-81.
- LANIER L., ZELLER C. 1968 Sur l'épidémiologie des spores filiformes : vi-tesse de chute des ascospores du Lophodermium pinastri (Schrad.) Chev. C.R. Acad. Sci., Paris, 267, 1574-1577.

- LANIER L., HUBBES M. 1968 The influence of pine needle extracts on the growth of Lophodermium pinastri (Schrad.) Chev. Proc. can. phytopath. Soc., 34, 15-26 ; R.A.M. 47, 4, n° 9780.
- LANIER L., AUSSÉNAC G. 1969a Contribution à l'étude du Lophodermium pinastri (Schrad.) Chev. : résultats des captures de spores en 1967. Ann. Phytopath., 1, 3 (sous presse).
- LANIER L., ZELLER C., ZELLER Florence 1969b Contribution à l'étude du Rouge cryptogamique du Pin sylvestre dû au Lophodermium pinastri (Schrad.) Chev. : dissémination des spores. Ann. Sci. For., 26, 3 (sous presse).
- LEIBUNDGUT H., SOYKAN B. 1959 Erfahrungen mit verschiedenen Föhren und Lärchenherkünften im Lehrwald Albisriederberg. Schweiz. Z. f. Forstw., 6/7, 435-436.
- LEONTOVYC R. 1960 Erfolgreiche Anwendung des Flugzeuges bei der Bekämpfung der Schütte. Les. Bratisl., 16, 1, 12-16.
- LEROY P. 1957 Enseignements à tirer au sujet d'une attaque de Rouge cryptogamique dans les régénérations de Pin sylvestre de la forêt de Haguenau. Rev. For. Fr., 10, 745-749.
- LIESE J. 1923 Zur diesjährigen KiefernSchütte. Z. Forst- u. Jagdwes., 55, 339-352.
- LIESE J., EGGERS S. 1944 Neue Erfahrungen mit Schüttekämpfungsmitteln. Dtsch. Forstwirt., 26, 55-56, 217-220.
- LIKHTE V. 1926 Recherches sur le développement et la biologie de quelques Ascomycètes. Rev. Gén. Bot., 38, 75-104.
- LINZON S.N. 1968 Etiological studies on needle fungi associated with semimature-tissue needle blight of eastern white pine. Can. J. Bot., 46, 12, 1565-1574.
- LOUVET J., BILLOTTE J.M. 1964 Influence des facteurs climatiques sur les infections du Colza par l'Alternaria brassicae et conséquences pour la lutte. Ann. Epiphyties, 15, 3, 229-243.
- LUKOMSKI S. 1961 Bemerkungen zur Bekämpfung der KiefernSchütte. Las Polski. Warsz., 35, 5, 4-6.
- LUTHARDT W. 1968 Über das epidemische Auftreten der KiefernSchütte Lophodermium pinastri (Schrad.) Chev. im Zeitraum 1966/67. Arch. Forstw., 17, 10, 977-984.
- Mac CUBBIN W.A. 1944 Relation of spore dimensions to their rate of fall. Phytopathology, 34, 230-234.
- MAKOVCOVA O. 1959 Beitrag zur Kenntnis der Biologie des Pilzes Lophodermium pinastri und seine Bekämpfung. Comm. Inst. For. Csl., 1, 31-39.
- MANGENOT F. 1952 Recherches méthodiques sur les champignons de certains bois en décomposition. Thèse. Libr. Gén. de l'Enseignement, Paris, 115 pp.

- MANGENOT F. 1954 Nouvelles récoltes de Lophium elatum Grev. dans l'Est de la France. Bull. Soc. Sci., Nancy, 1-7.
- MARINKOVIC P. 1967 Lophodermium pinastri in pine nurseries and plantations. Summarstvo, 20, 5/6, 27-33.
- MAYER-KRAPOLL G. 1957 Auftreten der Kiefernscütte in Abhängigkeit vom Boden. Allg. Forstz., 12, 37/38, 437-438.
- MAYR H. 1911 Schüttekrankheit und Provenienz der Föhre (Kiefer). Forstwiss. Cbl., 33, 1-14.
- MENZEL K. 1959 Vier Jahre Kiefernscüttebekämpfung im Staatlichen Forstamt Kleve/Ndrh. Allg. Forstz., 14, 26, 467-468.
- MOREAU F. 1953 Les champignons. Lechevalier éd., Paris, II, 1593-1596.
- MORIONDO F. 1959 Sul disseccamento degli aghi di pino cembro in alto Adige. Ann. Accad. Ital. Sci. Forestale, III, 43-57.
- NANNFELDT J.A. 1932 Studien über die Morphologie und Systematik der nichtlichenisierten inoperculaten Discomyceten. Nova Acta Regiae Soc. Sci. Upsaliensis, IV, 8, 2, 1-368.
- NEGER F.W. 1913 Die nordische oder Lapplandkiefer. Tharauder Forstl. Jb., 64, 2, 101-125.
- NITSCHÉ G.R. 1957 Contribution à la lutte contre la maladie de la chute des aiguilles du Pin. M.I.N.O.C. Réunion européenne sur les produits chimiques pour l'Agriculture. Rohm & Haas, Milan, 4 pp.
- NOËL P. 1934 Une journée forestière à HAGUENAU (24.5.1932). Bull. Soc. Amis Anc. Elèves ENEF Nancy, 1-144.
- OLBERG A. 1955 Über die Kiefernscütte Lophodermium pinastri. Forst- u. Holzw., 10, 307-308.
- O'NEIL L.C. 1962 Some effects of artificial defoliation on the growth of jack pine (Pinus banksiana Lamb.). Can. J. Bot., 40, 273-280.
- ORLOB G.B. 1964 Les concepts de l'étiologie dans l'histoire de la Pathologie végétale. Pflanzenschutz-Nachrichten, Bayer, 17, 4, 185-272.
- OTTO D. 1967 The use of low-volume spraying in forest protection. NachBl. dtsh. PflSchDienst. Berl., 21, 2, 25-27.
- OVINGTON J.D. 1957 Dry matter production by Pinus silvestris L. Ann. Bot., 11, 287.
- PADY S.M., KRAMER C.L., WILEY B.J. 1962 Kansas aeromycology XII : materials, methods and general results of diurnal studies 1959-1960. Mycologia, LIV, 2, 168-180.
- PAGONY H., PREM J. 1969 A talaj táperezé és az erdeifenyő tükarcgomba fertőzésének mértéke Kőszötti összefüggés. (Influence de la composition minérale du sol sur l'importance de l'attaque du Lophodermium). Erdő, 18, 3, 130-132.

- PAGONY H. 1963 Erfolgreiche Spritzversuche gegen den Pilz Lophodermium pinastri (Schr. ex Fr.) Chevallier in Forstpflanzgärten. Erdess. Kutat. Bud., 59, 1/2, 53-69.
- PARGUEY-LEDUC A. 1966 Recherches sur l'ontogénie et l'anatomie comparée des ascocarpes des Pyrénomycètes ascoloculaires. Ann. Sc. Nat., 7, 505-690.
- PAWSEY R.G. 1964 An investigation of the spore population of the air at Nottingham. II. The results obtained with a Hirst spore trap, june-july 1956. Trans. Brit. Mycol. Soc., 47, 3, 357-363.
- PAWSEY R.G. 1964 Needle-cast of pine (Lophodermium pinastri). For. Comm. Leaflet, n° 48, 7 pp.
- PAWSEY R.G. 1967 Spore discharge of Naemacyclus niveus following rainfall. Trans. Brit. Mycol. Soc., 50, 3, 341-347.
- PEACE T.R. 1962 Pathology of trees and shrubs. Oxford University Press., 299-302.
- PELHATE J. 1968 Etude expérimentale des interactions de moisissures caractéristiques des grains. Rev. de Mycol., 33, 1, 43-70.
- PETERSON ED. 1941 The spore germination method of evaluating fungicides. Phytopathology, 31, 1108-1116.
- RACK K. 1955 Über die Bedingungen und den Verlauf der Schütteinfektion im Sommerhalbjahr 1954. Forst- u. Holzw., 10, 224-225.
- RACK K. 1957 Beschreibung und Arbeitsweise eines einfachen Sporenfanggerätes. Zeitschr. f. Pflanzenkrankh., Stuttgart, 64, 332-340.
- RACK K. 1958 Erfahrungen mit Fungiziden zur Bekämpfung der Kiefernscütte. NachBl. dtsh. PflSchDienst., 10, 4, 54-58.
- RACK K. 1959a Beziehungen zwischen Infektionsdichte und Nadelverlust bei der Kiefernscütte. NachBl. dtsh. PflSchDienst., 11, 177-181.
- RACK K. 1959b Untersuchungen über die electrostatische Ladung der Lophodermium Sporen. Phytopath. Z., 35, 439-444.
- RACK K. 1961 Neue Beobachtungen über den Entwicklungsgang der Kiefernscütte. Forst- u. Holzw., 16, 11, 241-244.
- RACK K. 1963a Untersuchungen über die Kiefernscütte. Zeitschr. f. Pflanzenkrankh., Stuttgart, Teil I, 70, 3, 137-146 ; Teil II, 70, 5, 257-272 ; Teil III, 70, 7, 385-398.
- RACK K. 1963b Zur Schütteeckämpfung 1963. Forst- u. Holzw., 18, 12, 248-249.
- RACK K. 1965a Schütteeckfall und Zuwachs der Kiefer auf einer Düngungsversuchsfläche. Forst- u. Holzw., 20, 5, 102-107.
- RACK K. 1965b Über die Wirkung von Zineb während des Infektionsverlaufes der Kiefernscütte. Zeitschr. f. Pflanzenkrankh., 72, 3, 132-152.

- RASPOROV M.P. 1965 Causing ordinary needle cast to determine the best dates for spraying plants. Les. Khoz., 19, 1, 55-57. R.A.M. 45, n° 1228.
- RAYLEIGH 1893 On the flow of viscous fluids, especially in two dimensions. Phil. Mag., XXXVI, p. 354.
- REINDL J. 1967 Über die Standortabhängigkeit von Lophodermium pinastri (Schröd.) Chev. bei Jungkiefen. Phytopath. Z., 60, 2, 98-140.
- RIEDACKER A. 1968 Méthodes d'estimation de la biomasse d'un arbre. D.E.A. Biologie végétale, Faculté d'Orsay, juil. 1968.
- RUBY J.L. 1968 The correspondance between genetic, morphological and climatic variation pattern in scotch pine. Silvae Genetica, 16, 2, 50-56.
- RUTTER A.J. 1957 Studies in the growth of young plants of Pinus silvestris L. I. The annual cycle of assimilation and growth. Ann. of Bot., N.S., XXI, 83, 399-426.
- SAATCIOCLU F. 1967 Results of the 25 year provenance experiment established by using 16 scotch pine of european and one of native provenance in Turkey. Silvae Genetica, 16, 5/6, 172-177.
- SCHARPF R.F. 1964 A compact system for humidity control. Plant Dis. Repr., 48, 1, 66-67.
- SCHICKE P. 1959 Beobachtungen über den Einfluss der Kiefernscüttebekämpfung auf Wachstum und Bestand und Beitrag zur Ermittlung des optimalen Bekämpfungstermines. Allg. Forstz., 14, 28, 513-516.
- SCHMIDT W., STERN K. 1955 Methodik und Ergebnis eines Wachstumsvergleichs an vier zwanzigjährigen Kiefernversuchsflächen. Z. Forstgen., 4, 2, 38-58.
- SCHÖNHAR S. 1956 Spritzversuche gegen die Forschenschütte mit verschiedenen Fungiziden. Allg. Forstz., 11, 43, 556-557.
- SCHÖNHAR S. 1959 Erfahrungen bei der Bekämpfung der Kiefernscütte in Südwestdeutschland. Allg. Forstz., 14, 18, 351-352.
- SCHÖNHAR S. 1962 Fortschritte in der Bekämpfung forstschädlicher Pilze und Unkräuter. Grüne Farbe, 1, 4 pp.
- SCHOTT P. 1904 Pinus silvestris, die gemeine Kiefer. Beiträge zur Systematik und Provenienzfrage mit besonderer Berücksichtigung der in Deutschland in den Handel kommenden Samens. Forstw. Cbl., 26, 123-141, 307-324, 436-449, 515-536, 587-606.
- SCHOTT P. 1907 Rassen der gemeinen Kiefer (Pinus silvestris). Forstw. Cbl., 29, 199-218, 263-279.
- SCHRÖDTER H. 1960 Dispersal by air and water. The flight and landing. In HORSFALL and DIMOND, Plant Pathology, vol. 3, p. 169.

- SCHÜTT P. 1957a Untersuchungen über Individualunterschiede im Schüttebefall bei Pinus silvestris L. *Silvae Genetica*, 6, 109-112.
- SCHÜTT P. 1957b Über Aussichten und erste Massnahmen einer züchterischen Bekämpfung der Kiefernschütte. *Allg. Forstz.*, 12, 2, 13-15.
- SCHÜTT P. 1958 Züchtung mit Kiefern. Teil 1 : Individualunterschiede und Provenienzversuche. *Mitt. Bundesforsch. f. Forst- u. Holzw.*, Reinbeck, 40, 65.
- SCHÜTT P. 1962 Ergebnisse einer Auslese vorwüchsiger Pinus silvestris - Sämlinge aus dem Landtag. *Silvae Genetica*, 11, 2, 39-42.
- SCHÜTT P. 1963 Der Lophodermiumbefall der Kiefer in Abhängigkeit von Herkunft und Anbauort. *Habilitationschrift*, Saarbrücken.
- SCHÜTT P. 1964a Beobachtungen zur individuellen Widerstandsfähigkeit der Kiefer gegen Lophodermium pinastri Befall. *Silvae Genetica*, 13, 3, 76-77.
- SCHÜTT P. 1964b Der Schüttebefall der Kiefer in Abhängigkeit von Herkunft und Anbauort. *Forstw. Cbl.*, 83, 5/6, 129-192.
- SCHÜTT P. 1964c Beobachtungen zur Biologie der Kiefernschütte. *NachBl. dtsh. PflSchDienst.*, 12, 6, 85-87.
- SCHÜTT P. 1964d Eine mykologische Methode der Resistenzprüfung, entwickelt für den Lophodermiumbefall der Kiefer. *Phytopath. Z.*, 51, 1, 62-72.
- SCHÜTT P. 1965 An example of capacity for recovery in longlived plants after attack by disease. *Angew. Bot.*, 39, 3/4, 99-110.
- SCHÜTT P. 1966a Various forms of Lophodermium-resistance in scots pine. In *Breeding Pest-Resistant Trees*, Pergamon Press, Oxford, 377-386.
- SCHÜTT P. 1966b A new approach to the development of a mycological method of resistance testing. In *Breeding Pest-Resistant Trees*, Pergamon Press, Oxford, 437-440.
- SCHÜTT P. 1967 Experimentelle Ergebnisse bei Laborinfektionen von Kiefern mit Lophodermium pinastri. *Forstw. Cbl.*, 86, 5, 295-298.
- SIWECKI P. 1967 Studies on the infection of pine by Lophodermium pinastri (Schrad.) Chev. in relation to geographic origin. *Sylvan*, 111, 3, 53-60.
- SLATYER R.O. 1967 Plant-water relationships. Academic Press, London-New York, 366 pp.
- STAMBAUGH W.J. 1952 A study of needle cast diseases of conifers in Pennsylvania. M. Sc. Thesis, Penns. State College.
- STEPHAN B.R. 1969 Karyologische Untersuchungen an keimenden Ascosporen und Hyphenzellen von Lophodermium pinastri (Schrad.) Chev. *Arch. Mikrobiol.*, 67, 318-327.

- STOLL K. 1959 Neuzeitliche Möglichkeiten der Kiefernschüttebekämpfung auf chemisch-prophylaktischem Wege. Forst- u. Jagd., 9, 3, 1-4.
- STOLL K. 1963 Die Kiefernschütte und ihr Erreger Lophodermium pinastri (Schrader) Chev. Biologie, Schadwirkung und Bekämpfung. Inst. f. Forstw., Eberswalde, 34, 1-11.
- TACONIS P.J., BESEMER A.F.H. 1959 Bekämpfung der Kiefernschütte. Ned. Bosb. Tijdschr., Arnhem, 31, 7/8, 238-241.
- TEHON L.R. 1935 A monographic rearrangement of Lophodermium. Illinois Univ. Bull., Monographs 13, 233-381.
- TERRIER C. 1942 Essai sur la systématique des Phacididiaceae Fr. sensu Nannfeldt (1932). Matériaux pour la flore cryptogamique suisse, IX, 2, 1-99.
- TERRIER C. 1953 Note sur Lophodermium macrosporum (Hartig) Rehm. Phytopath. Z., 20, 4, 397-404.
- TERRIER C. 1956 A propos de Lophodermium pinicola Tehon. Phytopath. Z., 27, 1, 113-115.
- THÜMMLER K. 1967 First results of a trial with mountain provenances of Pinus silvestris. Arch. Forstw., 16, 6/9, 713-718.
- THYR B.D., SHAW C.G. 1966 Ontogeny of needle cast fungus, Hypodermella arcuata. Mycologia, 58, 2, 192-200.
- TROEGER R. 1960 Kiefernprovenienzversuche. Teil I : Der grosse Kiefernprovenienzversuch im Südwürttembergischen Forstbezirk Schussenried. Allg. Forst- u. Jagd., 131, 3, 49-59.
- TROEGER R. 1960 Kiefernprovenienzversuche. Teil III : Versuche mit Kiefernherkünften aus Württemberg. Allg. Forst- u. Jagd., 131, 4, 89-93.
- TUBEUF C. von 1901 Studien über die Schüttekrankheit der Kiefer. Arb. a. d. Biol. Abt. f. Land- u. Forstw., 2, 1-160.
- TUBEUF C. von 1913 Schüttekrankheit der Kiefer. Naturw. Z. f. Forst- u. Landw., 11, 369-396.
- VEDERNIKOV N.M. 1964 Biophenology of Lophodermium pinastri ; its characteristics and the nature of the disease caused by it in the central region of the middle Volga. Sb. Trud. Les. Khoz. Tatar les. opyt. Sta., 16, 205-221. R.A.M., 45, n° 2264.
- VIENNOT-BOURGIN G. 1949 Les champignons parasites des plantes cultivées. Masson & Cie, Paris, 1851 pp.
- WALKER J.C., STAHMANN M.A. 1955 Chemical nature of disease resistance in plants. Ann. Rev. Plant Physiol., 6, 351-366.
- WALKEY D.G.A., HARVEY R. 1967 Spore discharge rhythms in Pyrenomyces. III. Trans. Brit. Mycol. Soc., 50, 2, 241-249.

- WALTER H., LIETH H. 1960 Klimadiagramm. Weltatlas, 1 Lieferung, Fischer, Iéna.
- WAMSGANSS S. 1959 Erfahrungen mit dem Einsatz von Gross- u. Kleingeräten bei der Bekämpfung der Kiefernscütte im Jahre 1958 im Forsthaus Neulauterburg. Grüne Farbe, Montabaur/Ww, 11, 7/8, 73-75.
- WINSTON P.W., BATES D.H. 1960 Saturated solutions for the control of humidity in biological research. Ecology, 41, 232-237.
- WITKAMP M. 1966a Decomposition of leaf litter in relation to environment, microflora and microbial respiration. Ecology, 47, 2, 194-201.
- WITKAMP M. 1966b Macroflora, mycoflora and soil relationships in a pine plantation. Ecology, 47, 2, 238-244.
- WRIGHT J.W., PAULEY S.S. 1966 Performance of scotch pine variety in the North Central Region. Silvae Genetica, 15, 4, 101-110.
- YAMAMOTO M., YASUMORI H., SUTO Y. 1964 Studies on the pine needle cast. I. On the pathogens of pine needle cast. J. Jap. For. Soc., 46, 11, 347-354 ; R.A.M., 44, 11, n° 2912.
- YARWOOD C.E., HAZEN W.E. 1942 Vertical orientation of powdery mildew conidia during fall. Science, 96, 316-317.
- ZOBRIST L. 1951 Nadelschütte der Föhren. Der praktische Forstwirt für die Schweiz, 89, 7, 158-163.
- ZÖTTL H., JUNG J. 1964 Ernährungszustand und Lophodermium-Befall von Pinus silvestris. Naturwissenschaften, 51, 24, 643.
- ZYCHA H., COSTONIS A. 1966 Der Schütteepilz Lophodermium pinastri an der Weymouthskiefer. Phytopath. Z., 55, 4, 309-316.

NOM DE L'ETUDIANT : L A N I E R L.

Nature de la thèse : Sciences naturelles - Doctorat d'Etat.

Titre :

Contribution à l'étude du Rouge cryptogamique du Pin sylvestre
du au Lophodermium pinastri (Schrad.) Chev.

Vu, Approuvé
et Permis d'imprimer.

NANCY, le

Le Doyen,

J. AUBRY



